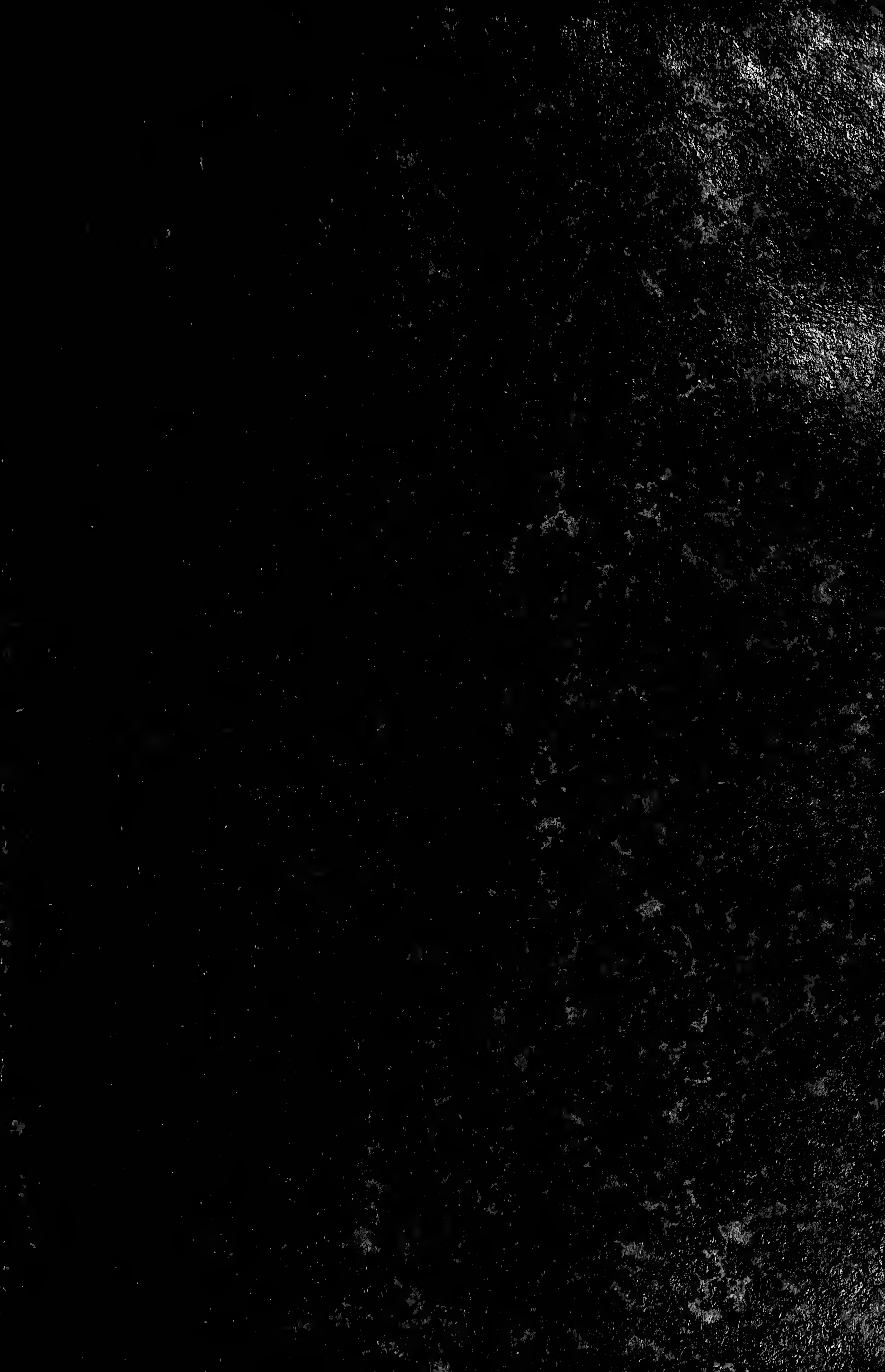
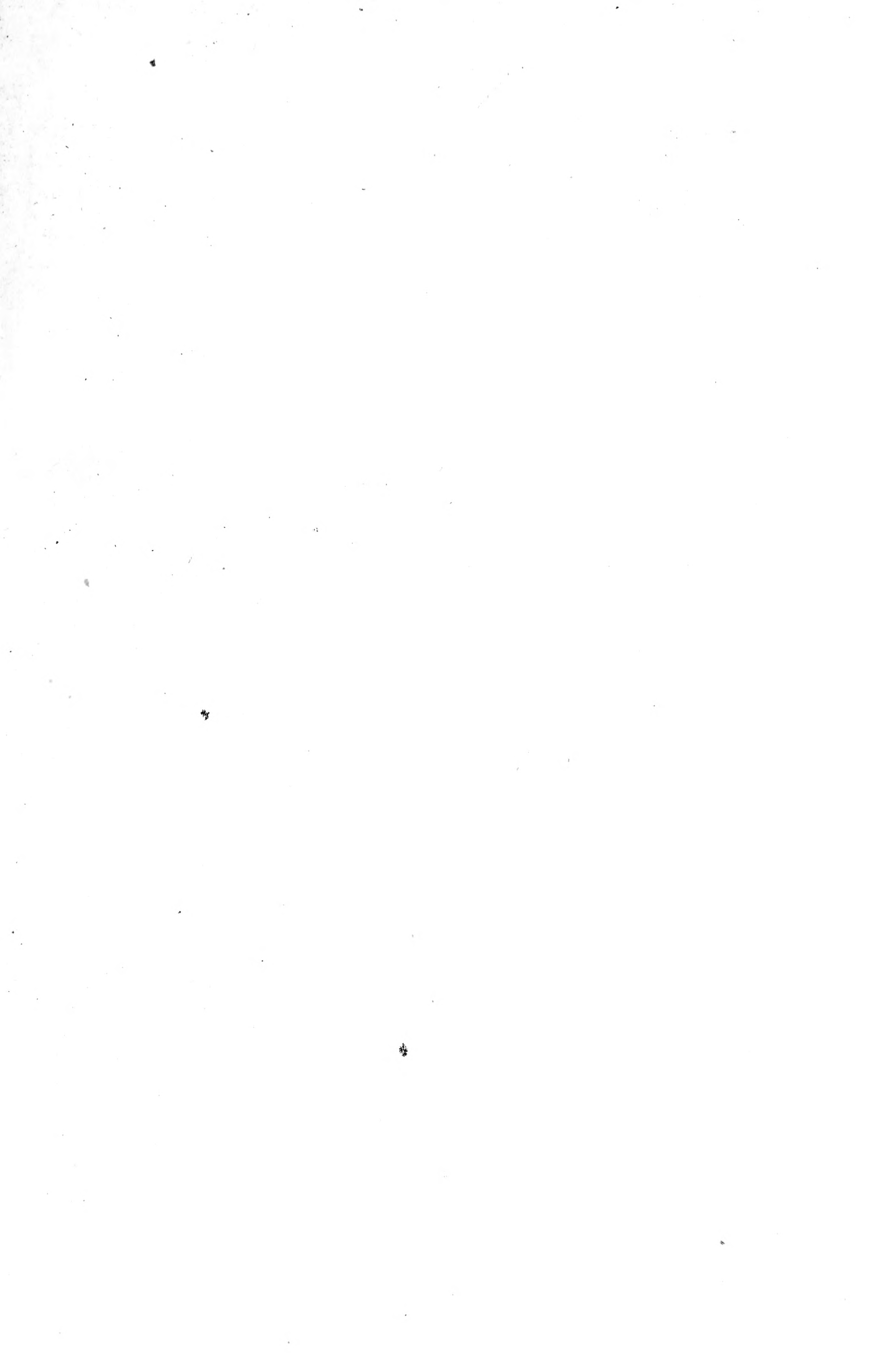
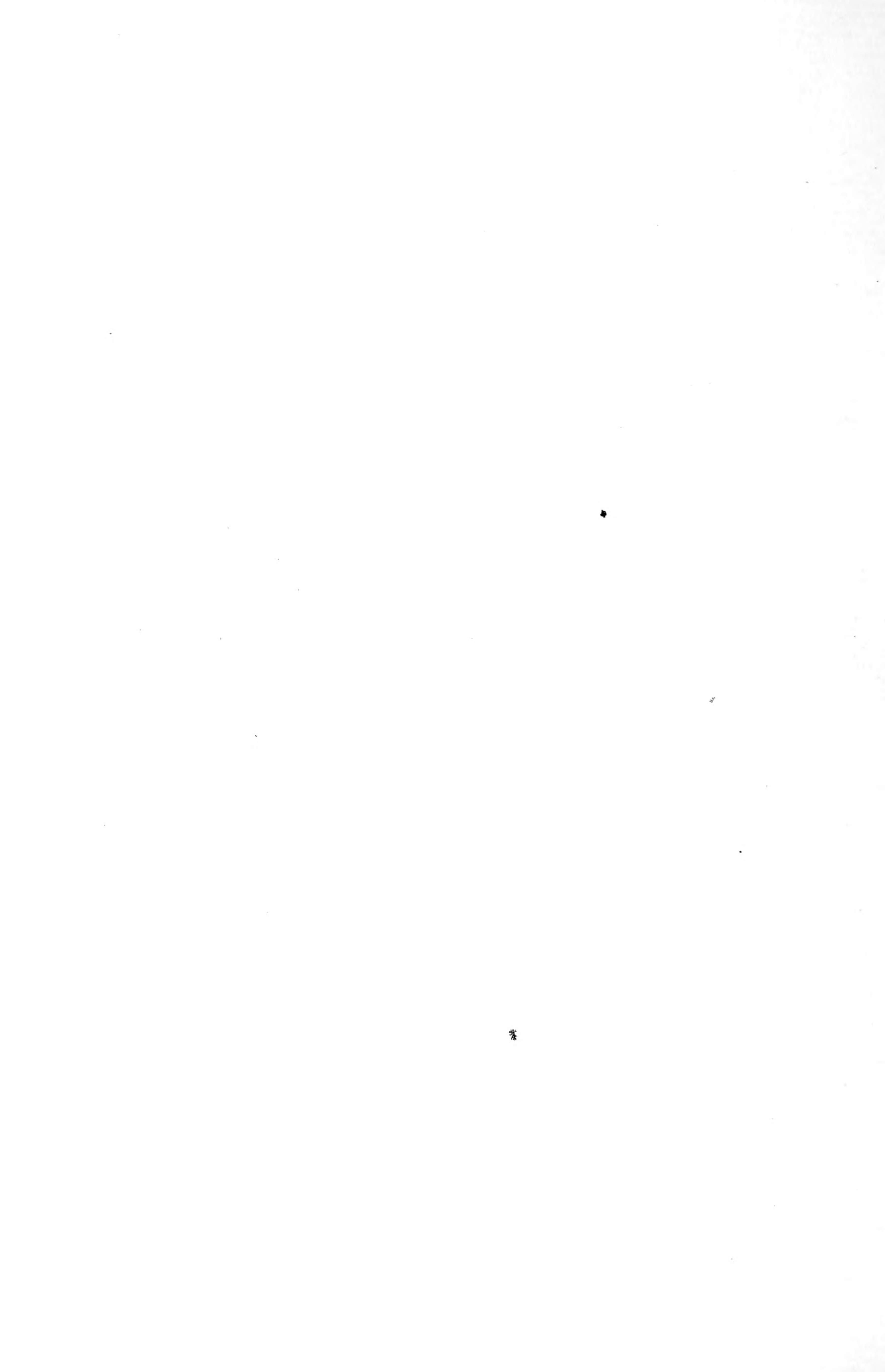










FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

91. BAND.

ERGÄNZUNGSBAND ZUM JAHRGANG 1902.

HERAUSGEBER: Dr. K. GOEBEL

Professor der Botanik in München.

Mit 21 Tafeln und 74 Textfiguren.

MARBURG.

N. G. ELWERT'SCHE VERLAGSBUCHHANDLUNG.

1902.

Inhaltsverzeichniss.

I. Abhandlungen.

II. Abbildungen.

A. Tafeln.

B. Textfiguren.

III. Litteratur.

Das 1. Heft erschien am 10. Juli 1902, das 2. Heft am 4. Oktober 1902.

Chromosomenreduction, Entwickelung des Embryosackes und Befruchtung bei Paris quadrifolia L. und Trillium grandiflorum Salisb.

Von

A. Ernst, Zürich.

Hierzu Tafel I—VI.

Ueber das Wesen und den Verlauf des Reductionsvorganges der chromatischen Substanz bei der Sporenbildung der Pflanzen (Sporen der Moose und Gefässkryptogamen, Pollenkörner und Embryosackzellen der Phanerogamen) herrschen noch immer differente Ansichten. Einige wenige mit dem Studium dieser Erscheinungen beschäftigte Botaniker (Belajeff, Ishikawa, Juel, Atkinson u. A.) lassen auch bei Pflanzen einen eigentlichen Reductionsvorgang im Sinne Weismann's erfolgen. Die Mehrzahl aber (hierunter Strasburger, Guignard, Mottier, Sargant, Schniewind-Thies) haben sich, zum Theil unter wiederholter Meinungsänderung, nicht für eine wirkliche qualitative Reductionstheilung, sondern für eine bloss numerische Reduction der Chromosomen erklärt, der beim ersten Theilungsschritt eine doppelte Längsspaltung folgt. Es ist also die Aufgabe weiterer Untersuchungen, an neuen Beispielen diese namentlich für die Vererbungstheorie so wichtigen Vorgänge zu studiren, um neues Material für die Kritik der herrschenden Ansichten zu gewinnen.

Von den drei dabei in Frage kommenden Untersuchungsgebieten, der Sporenbildung der Moose und Gefässkryptogamen, der Bildung der Pollenkörner (Mikrosporen) und der Embryosackzellen (Makrosporen) der Phanerogamen, scheint mir namentlich das letztere bis in die neueste Zeit vernachlässigt worden zu sein.[1]) Der Grund hierfür liegt vielleicht in der Schwierigkeit und Mühseligkeit der Untersuchung.

---

1) Da J. Schniewind-Thies in ihrer, ebenfalls dieses Jahr erschienenen Arbeit: „Die Reduction der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kerntheilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen, Jena 1901“ eine kurze Uebersicht und Recapitulation der wichtigeren, bis jetzt ausgeführten Untersuchungen gibt, verzichte ich unter Hinweis auf ihre Arbeit auf eine ähnliche Zusammenstellung.

Das Studium des Reductionsvorganges bei der Bildung der Sporen und Pollenkörner ist wesentlich leichter, da man in Serienschnitten durch ein einziges günstiges Sporangium oder Staubblatt eine grosse Anzahl von guten Bildern erhalten kann, die manchmal fast lückenlos alle Uebergänge von einer wichtigen Phase in die andere aufweisen.

Da Tulipa Gesn., für welche Pflanze ich in grossen Zügen die Entwickelung des Embryosackes dargestellt habe, wegen der vielen Fruchtknoten mit sterilen Samenanlagen und wegen der zahlreichen Abweichungen von dem typischen Entwickelungsgange für eine eingehendere Untersuchung ungünstig ist, so traf ich unter den Liliaceen, die sich im letzten Jahrzehnt als die geeignetsten Objecte für cytologische Untersuchungen erwiesen haben, eine andere Wahl. Ich entschied mich für Paris quadrifolia und das ihr verwandte, bei uns in Gärten cultivirte amerikanische Trillium grandiflorum, zwei Pflanzen, die vorher noch nie auf diese Vorgänge hin untersucht worden sind, den andern Liliaceen indessen in Bezug auf Kerngrösse und Deutlichkeit der Chromosomen gleichkommen. Im Besonderen dürfte Trillium geeignet sein, der geringen Zahl seiner ausserordentlich schönen Chromosomen wegen, in Zukunft noch Gegenstand mancher Untersuchung zu werden.

Die Blüthe von Paris quadrifolia ist bekanntlich in Abweichung vom gewöhnlichen Liliaceentypus, dem auch ihre nächste Verwandte Trillium folgt, nach der Vierzahl gebaut; nicht selten sind sogar die äussern Kreise, ähnlich dem Laubblattquirl, fünf- oder sechsblätterig. Das Gynoeceum dagegen besteht fast immer aus vier, einen fast cubischen Fruchtknoten, und vier dünne, schwach aus einander neigende Griffel bildenden Fruchtblättern. In ganz jungen Stadien ist das Gynoeceum wie die übrigen Blüthentheile gelblich, wenn der junge Spross aus der Erde hervorbricht hellroth und zur Zeit der Anthese roth- bis dunkelviolett.

Da die 40—50 anatropen Samenanlagen eines Fruchtknotens nicht wie bei den Lilium-, Fritillaria- und Tulipaarten gleichmässig horizontal und in senkrechte Reihen geordnet liegen, sondern in allen Richtungen von den Placenten abstehen, werden dieselben häufig in schräger Richtung geschnitten, so dass man viele unvollständige und daher unbrauchbare Schnitte erhält. Die geringe Grösse der Samenanlagen und der, wenigstens in den Stadien vor der Befruchtung noch relativ kleine Embryosack sind dagegen Vortheile, welche den genannten Nachtheil wieder gut machen.

Methoden der Untersuchung.

Als Fixirungsmittel sind absoluter Alkohol und die stärkere Flemming'sche Lösung verwendet worden. Da mit dem Sammeln des Untersuchungsmaterials schon vor zwei Jahren begonnen wurde und ich in der ersten Zeit ausschliesslich mit Alkohol fixirte, verwendete ich zur Untersuchung hauptsächlich das Alkoholmaterial, in welchem, wie zahlreiche Vergleiche zeigten, der chromatische Theil der Kerntheilungsfiguren ebenso schön, wie durch die Flemming'sche Lösung, fixirt war. Die kleinen, von der Fruchtwand theilweise befreiten Fruchtknoten wurden ganz in Paraffin eingebettet und zu Serien geschnitten. Bei der Herstellung der Schnittserien ging ich von der Ansicht aus, dass die Schnittdicke sich nach der Grösse der zu beobachtenden Theile, hier also der Embryosackzelle, zu richten habe. Mit den jüngsten Stadien beginnend, stellte ich daher Schnitte von 8—12 μ, aus Fruchtknoten zur Zeit der Befruchtung dagegen von 28—32 μ her. Es schien mir wichtig, immer eine grössere Anzahl von Kernen und Kerntheilungen unverletzt zu erhalten; nur an solchen Kernen kann die Lage, die Stellung der Chromosomen zu einander und insbesondere die Chromosomenzahl genau bestimmt werden. Es mag ja in dicken Schnitten, namentlich der jüngern Stadien, vielfach vorkommen, dass durch die Häufung der Chromatinfäden im vollständigen Kern einzelne Details verdeckt werden, aber es werden immerhin noch eine grosse Zahl von Kernen und Kerntheilungen angeschnitten oder durch das Messer aus ihren Stellungen verschoben, so dass diejenigen Details, die von den meisten andern Forschern in den blossen Kernlamellen ihrer 3—5 μ dünnen Schnitte studirt werden, auch hier beobachtet werden können.

Zur Färbung wurden anfangs eine grosse Zahl der in neuerer Zeit zum Studium der Kerntheilungen empfohlenen[1]) Methoden in Anwendung gebracht. Sie lieferten auch bei Alkoholfixirung brauchbare Präparate, indessen lassen sich die meisten doch besser nach Fixirung in Chrom- und Osmiumsäuregemischen verwenden. Die besten Kernfärbungen an Alkoholmaterial erhielt ich mit Delafield-schem Hämatoxylin und nachheriger kurzer Nachfärbung durch Eosin und Bismarckbraun. Der erstere Farbstoff färbt die chromatische

1) A. Zimmermann, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Jena 1896. — Lee und Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik für Zoologen und Anatomen. 1898. — V. Häcker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.

Substanz blauviolett bis blau, Eosin verleiht dem Plasma und dem Nucleolus eine hellrothe Färbung; eine leichte Tönung der Zellmembranen durch Bismarckbraun erleichtert die Uebersicht über die Zellbildungsvorgänge.

Die Schnitte wurden nicht auf Objectträger, sondern auf grosse Deckgläser aufgeklebt, so dass sie also nach der Färbung und Einbettung in Kanadabalsam zwischen zwei gleich dünnen Deckgläsern zu liegen kamen und daher, was vielfach sehr vortheilhaft ist, von beiden Seiten gleich gut beobachtet werden konnten.

Bei der Anfertigung der Zeichnungen schien es mir, hauptsächlich um ein richtiges Bild von den Wachsthumsvorgängen bieten zu können, von Wichtigkeit, nur zwei Vergrösserungen anzuwenden. Alle Stadien ohne Kerntheilung sind mit Zeiss hom. Imm. 2.0 mm, n. Ap. 1.30 und Zeichenocular n. Leitz, alle Kerntheilungen mit dem gleichen Objective und Compensationsocular 8 hergestellt. Combinationen von Kerntheilungsfiguren aus auf einander folgenden Schnitten habe ich nicht vorgenommen; auch für alle andern Stadien war es, dank der grossen Anzahl der hergestellten Präparate (ich habe etwa 1000 Fruchtknoten geschnitten, d. h. einige Hunderttausend Schnitte hergestellt und untersucht), nicht nothwendig, Combinationen vorzunehmen.

Die Ausbildung der Embryosackmutterzelle.

Wenn gegen Ende October oder im November der unterirdische, nächstjährige Blüthenspross von Paris und von Trillium in einen Ruhezustand tritt, sind im Gynoeceum die Samenanlagen noch sehr klein und wenig differenzirt; von einem langgestreckten, schmalen Funiculus biegt der kegelförmige Nucellus ab. Die Anlagen der Integumente und die Embryosackmutterzelle sind noch nicht vorhanden. Nach den ersten Zelltheilungen der neuen Vegetationsperiode entstehen oft schon Ende Februar oder anfangs März in dem sporogenen Gewebe der Antheren und der Samenanlagen die Pollen- und Embryosackmutterzellen.

Die Embryosackmutterzelle differenzirt sich in der subepidermalen Zellschicht unmittelbar unter dem Scheitel des Nucellus. Die Kerntheilungen, welche an der Spitze des letztern der Differenzirung jener besonderen Zelle vorausgehen, finden, wie die Theilungen in den Pollenurmutterzellen, nach dem Typus der gewöhnlichen Kerntheilungen statt. Die Chromosomenzahl ist bei Paris sehr schwierig, bei Trillium dagegen, wie auch in allen andern vegetativen Zellen, meistens sehr leicht zu bestimmen.

Da sich die letztere Pflanze, sowohl der kleinen Chromosomenzahl als ihrer schönen Ausbildung wegen, wie selten eine andere zum Studium der vegetativen Kerntheilungen eignet, möchte ich vorerst mit einigen Worten dieselben besprechen. Die charakteristische Chromosomenzahl vegetativer Kerntheilungen ist bei den Liliaceen bekanntlich 24. Die Zoologen nennen diese Zahl die Normalzahl oder die typische Chromosomenzahl der Species. Guignard[1]) hebt richtig hervor, dass diese Zahl, bei den Pflanzen wenigstens, in Wirklichkeit die Maximalzahl darstellt, welche in der betreffenden Art vorkommt. Bezüglich der wechselnden Chromosomenzahl oft nahe verwandter Arten hat zuerst Boveri auf das häufige Auftreten von Zahlen aus der Reihe 2, 4, 8, 16, 32 aufmerksam gemacht. Während ein Mehrfaches von drei bei zoologischen Objecten[2]) bis jetzt in zwei Fällen, bei Pflanzen meines Wissens noch nie beobachtet worden ist, tritt das gemischte Zweier- und Dreiersystem, vor allem die Zahlen 12 und 24 besonders häufig, so z. B. bei den meisten Liliaceen auf. Seltener dagegen, nämlich erst in zwei nun bekannten Beispielen, bei der von Guignard untersuchten Naias major und nun auch bei Trillium grandiflorum tritt uns die Grundzahl dieser gemischten Reihe 2 . 3 in den Reductionstheilungen entgegen.

In einer spätern Untersuchung der vegetativen Kerntheilungen von Trillium möchte ich noch ein Mal die Frage prüfen, ob sich nicht auch in den vegetativen Kernen vor der Theilung ein einheitlicher Chromatinfaden bildet und wenn dies der Fall ist, ob er bei der Quersegmentirung simultan oder succedan in die einzelnen Chromosomen zerfällt. Für die erstere Ansicht treten in den letzten Jahren die meisten Botaniker ein; succedane Theilungen sind an zoologischen Objecten schon vielfach beobachtet worden. So konnte z. B. für das Keimbläschen eines Copepoden, Canthocamptus, gezeigt werden, dass die Fadenschlinge successiv gemäss der Divisionsreihe 2.3.2.2 segmentirt wird und dass statt der an zweiter Stelle erfolgenden Dreiertheilung unter Umständen auch eine abermalige Zweiertheilung erfolgen kann. In Uebereinstimmung damit sind auch die Beobachtungen von Nemec,[3]) der in zahlreichen Fällen constatirte,

1) L. Guignard, Le développement du Pollen et la réduction chromatique dans le Naias major. Arch. d'anat. microscop. publ. par Balbiani et Ranvier. t. II. 1899 pag. 476.

2) cit. n. V. Häcker, Praxis u. Theorie der Zellen- u. Befruchtungslehre pag. 53.

3) B. Nemec, Ueber die karyokin. Kerntheilung in den Wurzelspitzen von Allium Cepa. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII, 1899, pag. 819.

dass bei den Kerntheilungen in der Wurzelspitze von Allium Cepa grosse freie Chromatinschleifen nachträglich noch in kleinere zerfielen, desgleichen meine Angabe,[1]) dass bei der dritten Kerntheilung im Embryosacke von Tulipa Gesn. in mehreren Fällen in den beiden am Scheitel stattfindenden Theilungen zuerst nur sechs Chromosomen, die sich also noch ein Mal quer zu theilen hatten, vorgefunden wurden. Eine weitere Beobachtung, welche für die succedane Theilung eines einheitlichen Chromatinfadens spricht, betrifft die Zahlenverhältnisse der in den vegetativen Kerntheilungen bei Trillium entstehenden Chromosomen. Während bei vielen andern untersuchten Pflanzen die vegetative Chromosomenzahl ziemlich starken Schwankungen unterworfen ist, habe ich bei Trillium mit geringer Mühe in einer grossen Anzahl von Kerntheilungen die Maximalzahl 12 bestimmt. Diejenige Zahl, die nach 12 am häufigsten vorkommt, ist 8. Es kommen also die Zweierreihe und die gemischte Zweier- und Dreierreihe nicht nur bei nahe verwandten Gattungen, so z. B. innerhalb der Liliaceen vor, von denen Allium[2]) und Galtonia[3]) die vegetative Chromosomenzahl 16, Tulipa, Lilium, Fritillaria, Paris etc. 24, Trillium 12 aufweisen, sondern gelegentlich auch neben einander, wie das Beispiel von Trillium zeigt, in den vegetativen Kerntheilungen einer und derselben Pflanze. Eine ähnliche Beobachtung scheint auch Dixon[4]) gemacht zu haben. Er fand bei Kerntheilungen am Vegetationspunkte von Lilium longiflorum die Chromosomenzahl 16 oder 24, freilich auch die dazwischen liegenden Zahlen 18, 20 und 22; bei den Reductionstheilungen der Pollenmutterzellen und im Embryosacke die gleiche Variation mit 8, 10, 12 Chromosomen.

Dieses Nebeneinandervorkommen der Zweier- und der gemischten Reihe bei den verschiedenen Gattungen der Liliaceen und in den Kerntheilungen der Kerne

1) A. Ernst, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung des Embryosackes und des Embryo von Tulipa Gesn. Flora 1901, pag. 41 und Fig. 14 Taf. IV.

2) Ishikawa, Studies of reproductive elements. III. Die Entwickelung der Pollenkörner v. All. fistulosum. Ref. Bot. Centralbl. 1897 B, pag. 211. — D. M. Mottier, Ueber die Chromosomenzahl bei der Entwickelung der Pollenkörner von Allium. Ber. d. d. bot. Ges. XV, 1897, pag. 474.

3) J. Schniewind-Thies, Die Reduction der Chromosomenzahl und die ihr nachfolgenden Kerntheilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. 1901.

4) Dixon, The nuclei of Lilium longiflorum — abnormal nuclei in the endosperm of Fritillaria imperialis. Proceedings of the r. Irish Acad. Vol. III. 1895.

vegetativer Zellen derselben Species, sowie die Eigenthümlichkeit, dass Trillium nur die halbe Chromosomenzahl der so nahe verwandten Paris aufweist, was gewiss am einfachsten durch das Ausbleiben einer Zweiertheilung erklärt wird, sind geeignet, die succedane Quersegmentirung eines einheitlichen Chromatinfadens äusserst wahrscheinlich zu machen.

Auf die sehr früh erfolgende Längsspaltung der Chromosomen (Fig. 127—129 Taf. V), die Formen und Längenverhältnisse der Tochterchromosomen (Fig. 131—133 Taf. V), die Art des Auseinanderweichens u. s. w. werde ich an anderm Orte genauer eintreten.

Zu gleicher Zeit, da aus der äussersten Nucellusschicht sich das innere Integument hervor zu wölben beginnt, wächst die unter der Spitze des Nucellus gelegene Embryosackmutterzelle stärker als ihre Nachbarzellen. Sie unterscheidet sich von denselben nur durch dichteres Protoplasma und den Mangel an Vacuolen; ihr Kern stimmt ursprünglich mit demjenigen anderer Nucelluszellen vollständig überein (Fig. 133 Taf. V). Später hingegen nimmt er bedeutend an Grösse zu, rundet sich im Gegensatz zu den meist etwas ellipsoiden Nucelluskernen ab, so dass er bald mehr oder weniger Kugelform erhält. Da er nach dieser Vergrösserung im Vergleich zu anderen Kernen eine schwächere Färbung aufweist, scheint die Vergrösserung durch Zunahme der wenig färbbaren Bestandtheile bedingt zu sein, während allmählich die unveränderte Menge chromatischer Substanz nunmehr in lockerer Vertheilung in Gestalt grösserer und kleinerer Körnchen in dem vergrösserten Kernraum deutlich wahrnehmbar wird.

Die heterotypische Theilung des Kerns der Embryosackmutterzelle.

Wie die neuern Untersuchungen gezeigt haben, stimmen die Vorbereitungen zur Bildung eines neuen Individuums im Thierreiche mit den Vorbereitungen zur Bildung einer neuen Generation im Pflanzenreiche, der Sporenbildung der Kryptogamen und der Pollenkörner (Mikrosporen) und Embryosackzellen (Makrosporen) der Phanerogamen, überein. Während aber bei den Thieren auf diese Vorbereitungen unmittelbar die Befruchtungserscheinungen folgen, schiebt sich zwischen die Reduction der Chromosomenzahl und die Befruchtung bei den Pflanzen eine ganze Generation ein, deren Grösse von den Pteridophyten aufwärts

einer fortwährenden Reduction unterliegt. Dass die bei der Kerntheilung in den Embryosack-, Pollen- und Sporenmutterzellen erfolgende Reduction der Chromosomenzahl bis zur vollständigen Ausbildung der Geschlechtsprodukte, also je nach der Entwickelungshöhe der Pflanze durch die grössere oder kleinere Anzahl der Kerntheilungen der geschlechtlichen Generation anhält, hat zuerst Overton[1]) vermuthet und auch für die Gymnospermen (Ceratozamia mex.), Strasburger[2]) nachher für die Farne (Osmunda regalis) nachgewiesen. Wie also bei den Farnen und Gymnospermen die reducirte Chromosomenzahl nicht nur für die Geschlechtszellen, sondern für die gesammten Zellen der geschlechtlichen Generation (Prothallium der Pteridophyten, Endosperm der Gymnospermen) charakteristisch ist, so finden auch die Kerntheilungen, welche nach der Entstehung der Mikro- und Makrosporen der Phanerogamen bis zur Ausbildung der Geschlechtszellen noch erfolgen, mit reducirter Chromosomenzahl statt.

Während der ersten sichtbaren Vorbereitungen zur Kerntheilung in der Embryosackmutterzelle werden die bis dahin verschieden grossen Chromatinkörner gleichmässiger und ordnen sich allmählich zu einem feinen Faden, der den ganzen Kernraum in Form vieler Windungen wie ein Netzwerk durchzieht (Fig. 2 und Fig. 134). Dieser Faden verdichtet sich, indem die Körnchen chromatischer Substanz sich an der wenig färbbaren Grundsubstanz, dem Lininfaden zu dichten Massen, unregelmässigen Scheibchen oder, wie mir scheint, zu Kugeln zusammenziehen. Das Kernkörperchen liegt gewöhnlich im Centrum des Kerns, während der Chromatinfaden mit seinen Windungen mehr die peripherischen Theile des Kernraumes erfüllt. Schon in diesem frühen Stadium erfolgt die Längsspaltung des ganzen Fadens; derselbe enthält also dann statt der einen Reihe grösserer, zwei Reihen feinerer Chromatinkörner. Nachdem auch die weniger färbbare Substanz des Fadens sich gespalten hat, entfernen sich die Tochterfäden wenigstens stellenweise oft ziemlich weit von einander (Fig. 4 Taf. I).

Der Längssegmentirung folgt nun bei Paris die Quersegmentirung in die reducirte Anzahl von 12 Chromosomen. Bei dem Verkürzungs-

---

1) E. Overton, On the reduction of the chromosomes in the nuclei of Plants. Ann. of Bot. XI, 1893, pag. 139—143. — Ueber die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich Bd. 38. 1893.

2) E. Strasburger, Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen. Biolog. Centralbl. XIV, 1894, pag. 817 bis 838 und 849—866.

processe ziehen sie sich gegen einen Punkt der Kernwand zusammen (Fig. 5 und 6). Aehnliche Kernbilder, in welchen ein Chromatinknäuel im Kernraum einseitig zusammen gezogen erscheint, sind sowohl im Thier- als auch im Pflanzenreiche bei der nach der numerischen Reduction der Chromosomen stattfindenden Kerntheilung schon vielfach beschrieben worden. Moore[1]) bezeichnete diesen Zustand des Kernes als Synapsis, indem er annahm, dass in diesem Knäuel die vermuthliche, zur Chromosomenreduction führende Chromosomenverschmelzung stattfinde. Später wurde diese Bezeichnung von verschiedenen andern Forschern bloss im Sinne von Zusammendrängung verwendet. Die Ansichten über Entstehung und Bedeutung dieses Stadiums sind sehr verschieden. Vielfach wurde die Meinung geltend gemacht, dass die Contraction nicht eine Phase der natürlichen Entwickelung darstelle, sondern nur auf unvollkommener Fixirung eines Zustandes ungewöhnlicher Empfindlichkeit der chromatischen Substanz beruhe.[2]) Dem stehen besonders die Beobachtungen von E. Sargant,[3]) die dieses Synapsisstadium auch am frischen Material beobachtet haben will, sowie andere Beobachtungen von Farmer[4]) an Lebermoosen, Wiegand[5]) bei Convallaria, Potamogeton etc. gegenüber. Der Eintritt dieser Zusammenziehung scheint allerdings bei den verschiedenen Pflanzen nicht genau zur gleichen Zeit zu erfolgen; bei Convallaria ist zur Zeit der Synapsis noch keine Andeutung von Längsspaltung vorhanden, bei Lilium Martagon zeigt der sich contrahirende Chromatinfaden zwei Reihen von Chromatinkörnchen und bei Paris endlich geschieht die Contraction erst nach erfolgter Längsspaltung. Trotzdem bin ich überzeugt, dass wir diese merkwürdige Contraction der chromatischen Substanz auch bei Paris als eine zum normalen Entwickelungsprocess gehörende Phase aufzufassen haben, da nicht

---

1) J. E. Moore, On the essential similarity of the process of chromosome reduction in animals and plants. Ann. of Bot. IX, 1895, pag. 435.

2) z. B.: D. M. Mottier, Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXI, 1897, pag. 125—158.

3) E. Sargant, The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon. I. Oogenesis. Ann. of Bot. X, 1896; II. Spermatogenesis. Ann. of Bot. XI, 1897.

4) J. B. Farmer, On spore formation and nuclear division in the Hepaticae. Ann. of Bot. IX, 1895, pag. 482.

5) K. M. Wiegand, The development of the microsporangium and microspores in Convallaria and Potamogeton. Bot. Gazette Vol. XXVIII, 1899, pag. 328—359.

nur die Präparate alle Stadien der Zusammenziehung darbieten, sondern weil es überhaupt nicht wahrscheinlich ist, dass nur bei dieser einzigen Theilung und sonst weder bei den andern Theilungen mit reducirter Chromosomenzahl noch bei den vegetativen Kerntheilungen im entsprechenden Stadium eine ähnliche Empfindlichkeit dem Fixirungsmittel gegenüber sich äussern sollte.

Das Kernkörperchen oder die in grösserer Zahl vorkommenden kleinen Nucleolen liegen in diesem Stadium ausserhalb des Chromatinknäuels. Sowohl bei Thieren als auch bei zahlreichen Pflanzen wird der Nucleolus vollständig aus dem Kern ausgestossen und ist entweder als Ganzes oder dann sind nach seinem Zerfall die einzelnen Stücke noch längere Zeit im Plasma nachzuweisen. Solche Beobachtungen sind z. B. von Farmer,[1]) Belajeff[2]) und Zimmermann[3]) an Pollenmutterzellen, von Guignard und Zimmermann in Embryosackmutterzellen und von Strasburger auch an vegetativen Zellen gemacht worden. Während demnach der Uebertritt ungelöster Nucleolarsubstanz in das Cytoplasma bei pflanzlichen Zellen sehr verbreitet ist, dürfte nach Häcker bei thierischen Kernen die Lösung der Nucleolen vor dem eigentlichen Beginn der Kerntheilung die regelmässigere Erscheinung sein.

Bei Paris und Trillium sind die Kernkörperchen in diesem Stadium durch Eosin nicht mehr intensiv färbbar; während der weitern Vorbereitungen zur Theilung erfolgt ihre Lösung von innen durch Bildung einer oder mehrerer grosser Vacuolen, so dass sie zu Hohlkugeln werden, deren dünne Wandung zur Zeit der Anordnung der Chromosomen zur Aequatorialplatte in Stücke zerfällt oder vollständig aufgelöst wird.

Bei der fortschreitenden Contraction der längsgespaltenen Chromatinsegmente, wobei einzelne Schleifen oft lange gestreckt bleiben und an entferntern Stellen der Kernoberfläche zu haften scheinen, sind wahrscheinlich die Mitten der Chromosomen gegen das Centrum gerichtet. Durch die starke Verkürzung der langen Segmente und die fast vollständige Verschmelzung der vorher getrennten Längs-

---

1) J. B. Farmer, On nuclear division in the pollenmother-cells of Lilium Martagon. Ann. of. Bot. VII, 1893, pag. 392—396. — Ueber Kerntheilung in Lilium-Antheren. Flora 1895, Heft 1.

2) Wl. Belajeff, Ueber die Karyokinese in den Pollenmutterzellen von Larix und Fritillaria. Ref. im bot. Jahrbuch XX, 1892. Erste Abtheil. 533.

3) A. Zimmermann, Die Morphologie und Physiologie des pflanzl. Zellkerns. Jena 1896, pag. 65.

hälften entsteht ein dichter Knäuel, aus welchem die Enden der Chromosomen wie von einer Stachelkugel ausstrahlen (Fig. 7 Taf. I). Nach beendigter Verkürzung weichen die Chromosomen aus einander und zerstreuen sich in einem Raum, der etwa dem frühern Kernraum entspricht, dessen Contour allerdings nicht mehr wahrnehmbar ist. Fig. 8 Taf. I zeigt uns einige Chromosomen von hufeisenförmiger Gestalt, deren Umbiegungsstellen noch nach dem Centrum des Knäuels gerichtet sind. Mit der Entfernung der Chromosomen aus dem Knäuel erfolgt bei den meisten derselben gleichzeitig eine Streckung; eine geringe Zahl freilich behält die U-förmige Gestalt noch längere Zeit bei. Während des Stadiums des lockern Knäuels und der Einordnung der Chromosomen in die Aequatorialplatte beginnen sich ihre Längshälften wieder von einander zu lösen. Diese Lösung erfolgt entweder an einem oder an beiden Enden, auf kürzere oder grössere Strecken hin. Es entstehen dadurch auch hier die merkwürdigen X-, Y- und V-förmigen Chromosomen, auf die zuerst Belajeff[1]) aufmerksam machte und deren Aehnlichkeit mit den Bildern der heterotypischen Kerntheilungen hervorhob, welche Flemming bei den Spermatocyten des Salamanders beschrieben hat.

Bei Trillium werden nach der Einfügung der sechs Chromosomen in die Kernplatte (Fig. 135 Taf. V) die beiden Längshälften jedes Mutterchromosoms oft schon so weit aus einander gezogen, dass häufig ihre vollständige Trennung erfolgt (Fig. 136—142 Taf. V).

An einzelnen Mutterchromosomen von Paris und Trillium sind schon Andeutungen einer senkrecht zu der ersten Theilungsebene erfolgenden zweiten Längstheilung wahrnehmbar (Fig. 14 *c—f* Taf. I und Fig. 142 Taf. V). Im Stadium des Muttersterns stellen sich die Mutterchromosomen in allerdings ziemlich unregelmässiger Anordnung in die äquatoriale Zone, wobei meistens die Spitze des V oder der kurze Schenkel des Y der Achse der Spindelfigur zugekehrt erscheint. Durch die Verkürzung der achromatischen Spindelfasern werden die noch an einander haftenden Tochterchromosomen aus einander gezogen und gegen die Pole hin befördert (Fig. 15 und 16 Taf. I).

Während die Vorbereitungen zur Theilung, die Bildung des lockern Knäuels, der Aequatorialplatte und der Spindelfigur längere

---

1) Wl. Belajeff, Ueber die Karyokinese in den Pollenmutterzellen von Larix und Fritillaria.

Zeit in Anspruch nehmen, findet die Trennung der Tochterchromosomen offenbar rasch statt. Von den in den Fig. 15 und 16 dargestellten Stadien, welche zeigen, wie die Tochterchromosomen an den Spindelfasern mit ihrem einen Ende nach den Polen gerichtet werden und den Stadien der Fig. 18—21, wo die Chromosomen ins Diasterstadium gelangen, sind keine Uebergänge vorhanden. Während der kurzen Zeit, welche diese Wanderung der Tochterchromosomen wohl beansprucht, müssen ihre Längshälften, die Enkelchromosomen, sich trennen, so dass die Tochterchromosomen in völlig veränderter Form im Diaster eintreffen.

Die Längshälften (Tochterchromosomen) der V-, X- und Y-förmigen Mutterchromosomen des Monasters sind in ihrer grossen Mehrzahl kurze, stäbchen- oder wurstförmige, nur wenig gebogene Gebilde. Die durch die zweite Längsspaltung entstandenen Schenkel (Enkelchromosomen) der Tochterchromosomen zeigen im Diaster nur die halbe Breite der Mutterchromosomen. Sie liegen entweder deutlich differenzirt vollständig neben einander oder bilden bei verschieden starker Trennung V-, U- und O-förmige Figuren. Während des Ueberganges der Tochteraster in die Tochterknäuel legen sich die Längshälften wieder enger aneinander. Die einzelnen Chromosomen stellen sich bei der Bildung der Tochterkerne so, dass sie das eine Ende dem Centrum, das andere der Peripherie der Kernanlage zukehren und das in Fig. 22 Taf. I dargestellte Präparat lässt es sehr wahrscheinlich erscheinen, dass sie an den Enden mit einander verschmelzen. Die scharfen Umrisse, welche den Chromosomen dieser Theilung vom Stadium des dichten Knäuels bis zum Diaster der längsgespaltenen Tochterchromosomen eigen sind, verschwinden nun und in dem verschwommen contourirten Kernfaden sind nur noch zwei Reihen stärker färbbarer Körnchen als die letzten Merkmale der wieder verschmolzenen Längs- (Enkel-) segmente sichtbar. Während der Kernfaden sich mehr und mehr streckt und sich in zahlreiche Windungen legt, wird er immer undeutlicher; Kernsaft, Kernmembran und Kernkörperchen, die Merkmale des ruhenden Kernes, treten auf.

Die frühzeitige erste Längsspaltung, die lange Dauer der Phase des lockern Knäuels, die Vertheilung der Chromosomen während derselben, sowie deren besondere Formen, der rasche Uebergang vom Monaster in das Diasterstadium, also alle die Merkmale der heterotypischen Kerntheilung treten uns, freilich mit individuellen Abweichungen, bei dieser Theilung des Kerns der Embryosackmutterzelle entgegen.

Die Theilung der Embryosackmutterzelle und die Vorbereitungen zur zweiten (homöotypischen) Kerntheilung.

Gleichzeitig mit den Veränderungen, welche aus den zusammentretenden Tochterchromosomen die Tochterkerne schaffen, zieht sich an den Spindelfasern eine im Hämatoxylin-Eosingemisch röthlich färbende Substanz gegen den Aequator hin und veranlasst hier die Entstehung neuer Fasern von ganz ungleicher Länge, die gegen die Kerne hin frei auslaufen, an ihrem äquatorialen Ende dagegen durch Einlagerung kleiner Körnchen verdickt sind. In dieser bald die ganze Zellbreite einnehmenden Tonnenfigur entsteht die leicht gekrümmte äquatoriale Zellplatte (Fig. 22 und 26), die erste Anlage einer später mächtig entwickelten Querwand. Diese erscheint gallertig aufgequollen und ist auch noch im fixirten Zustande stark lichtbrechend. Aehnliche, in dicken Massen auftretende Membranen sind nach Berthold[1]) die bei der Vierertheilung vieler Pollenmutterzellen häufig wahrnehmbaren Leisten. Aehnlich, wie diese sammt der ganzen Membran der Pollenmutterzelle bald wieder in Lösung übergeführt werden, verschwindet auch die Querwand bei der weiteren Entwickelung der einen der beiden Tochterzellen, indem sie die andere mit der trennenden Membran verdrängt und resorbirt. Die Entwickelung und das weitere Schicksal der beiden Tochterzellen bietet ein schönes Beispiel für die allmähliche Reduction der Zellenzahl bei der Theilung der Embryosackmutterzelle. J. Schniewind-Thies[2]) hat in einer Serie von vier Pflanzen (Galtonia candicans, Convallaria majalis, Scilla sibirica und Tulipa Gesn.) ebenfalls die Reduction der Chromosomenzahl bei der Ausbildung des Embryosackes verfolgt und dabei gefunden, dass unzweifelhaft in der bei Galtonia und Convallaria erfolgenden Theilung der Embryosackmutterzelle in vier, den vier Pollenzellen einer Tetrade entsprechenden Zellen das ursprüngliche Verhältniss zu sehen ist und „dass diejenigen Fälle, in welchen die Archesporzelle sich nur einmal theilt (Scilla), bereits eine weitergehende Reduction vorstellen, die noch einen Schritt weiter in jenen Fällen zurücklegt, in welchen die Archesporzelle direct zur Embryosackmutterzelle wird“ (Lilium, Tulipa). Paris steht nun offenbar in Bezug auf diesen Reductionsvorgang direct zwischen den zwei durch Galtonia und Scilla repräsentirten Stufen. Die beiden Tochterzellen sind zuerst von genau gleicher Grösse und wachsen gleich

---

1) Berthold G., Studien über Protoplasmamechanik, 1886, pag. 187.

2) J. Schniewind-Thies op. cit.

rasch. Erst später überflügelt die eine der beiden ihre Schwesterzelle, was sich in der Regel zuerst dadurch anzeigt, dass die Querwand in die andere Zelle vorgewölbt wird. Die so begünstigte Zelle ist in der grossen Mehrzahl der Samenknospen die untere, indessen sind auch eine Anzahl Fälle zu verzeichnen, wo die obere Zelle die untere vollständig verdrängte und zum normalen Embryosack wurde. Fast immer theilt sich aber vorerst der Kern der später verschwindenden Zelle mit demjenigen der anderen gleichzeitig (Fig. 42 Taf. II). Die kräftigere Entwickelung der unteren Zelle bewirkt dann aber, dass nur etwa in der Hälfte dieser Stadien die beiden Kerne der oberen Zelle sich noch vollständig ausbilden; in den anderen wird schon während des Verlaufs der Theilung (Fig. 49 und 58) oder dann unmittelbar nach derselben (Fig. 47, 56 und 57), also noch bevor das Ruhestadium der zweikernigen Embryosackzelle und die Bildung der centralen Vacuole erfolgt, ihre Verdrängung vollständig. In wenigen Fällen nur folgt dieser zweiten Kerntheilung entweder in der unteren oder der oberen Zelle eine erneute Zelltheilung (Fig. 54 und 55).

Die Querwand wird nun immer stärker in die zur Resorption bestimmte Zelle vorgewölbt; auch die seitlichen und oberen Nucelluszellen suchen sich auf ihre Kosten auszudehnen. Sie zeigt alle Zeichen der Degeneration; ihr Plasma hat sich von der Membran zurückgezogen und speichert wie die oft zusammengeballten Kerne (Fig. 48 und 59 Taf. II) bei der Färbung reichlich Eosin auf.

Bei Trillium ist der Reductionsvorgang in den Theilungen der Embryosackmutterzelle etwas weiter vorgeschritten als bei Paris und zeigt ungefähr das für Scilla angegebene Verhalten. In vielen Fällen scheint die obere zur Resorption bestimmte Zelle schon von Anfang an kleiner angelegt zu werden (Fig. 143 Taf. II); die Theilung ihres Kerns erfolgt nur in einer kleineren Anzahl von Samenknospen (Fig. 145); Stadien aber, wie das in Fig. 150 dargestellte, sind schon als nur noch selten auftretende Rückschläge aufzufassen.

Eine solche der Bildung der Richtungskörperchen bei den Reifungserscheinungen der thierischen Eier vollständig homologe Verkürzung in der Ontogenese, wie sie uns in diesen Beispielen an der Embryosackmutterzelle entgegentritt, ist, wie auch die neueste Untersuchung von Strasburger [1]) wieder constatirt, bei der Entwickelung der Pollenkörner (Mikrosporen) noch nie beobachtet worden (in Analogie mit der Spermatozoenbildung).

---

1) Strasburger E., Einige Bemerkungen zu der Pollenbildung bei Asclepias. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XIX, 1901, pag. 450—461.

Dieses übereinstimmende Verhalten bei Thieren und Pflanzen zeigt also, dass im ganzen organischen Reiche in der Zahl der weiblichen Geschlechtszellen im Verhältniss zu den männlichen mit der fortschreitenden Entwickelung sich eine Reduction immer mehr geltend macht.

Die homöotypische Kerntheilung in den beiden Tochterzellen.

Die zweite Kerntheilung in der Entwickelung des weiblichen Apparates folgt auch bei Paris und Trillium der ersten schon nach ganz kurzer Zeit nach. Indessen werden in den verschiedenen Samenknospen desselben Fruchtknotens nicht, wie z. B. in den Antheren von Lilium Martagon beide Theilungen neben einander getroffen. Verwechslungen, die bei den häufig nicht median geschnittenen Samenknospen zu befürchten wären, können also bei sorgfältiger Untersuchung nicht wohl begangen werden. Ich habe mich überdies bemüht, meine Bilder immer nur aus Samenknospen zu wählen, in welchen die beiden Tochterzellen zu sehen waren. Einige schöne Kerntheilungen, bei denen nicht zu entscheiden war, ob sie der oberen oder unteren Zelle oder eventuell der Embryosackmutterzelle angehörten, die daher nur nach der Form der Chromosomen dem zweiten Theilungsschritt zugesprochen werden mussten, sind in der Darstellung unberücksichtigt geblieben.

Zunächst treten in dem Kernfaden wieder zwei Reihen von Chromatinkügelchen auf, die durch eine hellere Zone von einander getrennt sind (Fig. 29 Taf. I). In einem etwas späteren Stadium hat der Kernfaden eine schärfere Begrenzung erlangt und die Chromatinkörperchen liegen nunmehr in zwei schon etwas weiter von einander entfernten Reihen. Das Kernkörperchen ist in diesen Stadien gewöhnlich deutlich wahrnehmbar (Fig. 30). Der Wiederausbildung der beiden Längshälften des Chromatinfadens folgt unmittelbar die Quersegmentirung. Diese einleitenden Vorgänge beim zweiten Theilungsschritt bei Paris unterscheiden sich wesentlich, wie wir z. B. aus der Beschreibung Guignard's[1]) bei Naias major ersehen können, von dem bei anderen Pflanzen fast allgemein geschilderten Verhalten: „Pendant la réconstitution de ces derniers (der zwei Tochterkerne der Pollenmutterzelle) les chromosomes se soudent par leurs extrémités libres pour reformer un filament nucléaire. A la seconde division, le filament oriente ses replis de façon que leurs points de courbure se

1) Guignard L., Le développ. du pollen . . . pag. 482.

trouvent placés, les uns au voisinage des pôles, les autres à l'équateur du fuseau. La rupture s'effectue ensuite aux points de courbure voisins des pôles, tandis qu'elle n'a pas lieu à l'équateur; il en résulte des chromosomes à deux branches, dirigées parallèlement à l'axe du fuseau. Ces branches se rapprochent bientôt l'une de l'autre et présentent l'aspect d'un U, ce qui donne à penser que les chromosomes ne sont autres choses que ceux qui s'étaient rendus aux pôles pendant la première division. On n'observe pas, en effet, de dédoublement longitudinal pendant les prophases de la seconde division; ce dédoublement serait représenté par la seconde scission longitudinale des chromosomes à la première division."

Die Identität der in den Prophasen der zweiten Theilung entstehenden Chromosomen mit denjenigen der Anaphasen der ersten Theilung, wie es Guignard in den Pollenmutterzellen von Naias darstellt, Strasburger [1]) und Grégoire [2]) bei Lilium, der erstere ferner bei Iris, Tradescantia, Podophyllum nachzuweisen unternahm, kann bei Paris, wie meine Beschreibung zeigt, höchstens vermuthet werden.

Die Längshälften der Chromosomen liegen häufig in Form zweier Stäbchen neben einander (Fig. 32 Taf. I), in andern Fällen bleiben sie nur mit dem einen Ende vereinigt, während sich die freien Schenkel umschlingen oder getrennt verlaufen. So entstehen auf's Neue Ringe, Schleifen, Hufeisen und seltener auch kreuzartige Gruppirungen (Fig. 33—35 Taf. I u. II) von Chromosomenhälften, also wirklich Figuren, die auch bei Paris auffallend mit denjenigen der Anaphasen der ersten Teilung übereinstimmen. Wenn sich diese Chromosomen in die Aequatorialebene einzustellen beginnen, sind ihre Umrisse wieder ganz scharf geworden; häufig sind nun auch die Längshälften an dem einen Ende derart mit einander verschmolzen, dass man ohne Kenntniss der früheren Formen auf die Existenz einheitlicher U-, O- und S-förmiger Chromosomen schliessen könnte. Bei einzelnen (Fig. 37) bleibt indessen die Zusammensetzung aus zwei vorher ganz getrennten Längshälften immer noch zu erkennen. Die Anordnung der Chromosomen in die Spindelfigur entspricht, wie bei der ersten Theilung, wieder nicht einem allgemeinen Schema (Fig. 40—42). Die meisten Chromosomenpaare stellen sich in die

---

1) Strasburger E., Ueber Reductionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena 1900.

2) Gregoire V., Les cinèses polliniques chez les Liliacées. La cellule. T. XVI, 1899, pag. 35.

Peripherie, nur wenige in die centralen Partien ein. Sind die Längshälften noch stark getrennt, so ist häufig die eine nach dem einen, die andere nach dem andern Pole gerichtet, während die Vereinigungsstelle in der Aequatorialebene liegt; in andern Fällen aber liegen die Chromosomen mit fast vollkommen vereinigten Tochterchromosomen ganz in der Aequatorialebene. Die Spindelfasern setzen dann sehr häufig in der Mitte der Chromosomen an, während sie bei der ersten Theilung immer, bei der zweiten auch in allen andern Fällen an einem Ende des Chromosoms ansetzen.

Die Achse der Spindelfigur nimmt meistens eine Mittelstellung zwischen der Längsachse und der Diagonale der Embryosackzelle ein. Wenn in beiden Tochterzellen die Theilung des Kerns erfolgt, stehen die Aequatorialebenen der beiden Theilungsfiguren (Fig. 42 Taf. II) senkrecht zu einander.

In einer grossen Zahl der Kerntheilungen nehmen nicht alle Chromosomen an der Bildung der neuen Kerne theil. Einzelne ganze Chromosomen, oder auch getrennte Tochterchromosomen, bleiben entweder in der Aequatorialebene oder auf dem Wege nach den Polen der Spindelfigur zurück (Fig. 44 Taf. II). Sie runden sich gewöhnlich ab und werden nachher innerhalb des Plasmas der ganzen Zelle mit einer kleinen Plasmamenge umgeben, die oft durch eine deutliche Linie vom übrigen Plasma getrennt erscheint (Fig. 51 Taf. II). Aehnliche Unregelmässigkeiten treten übrigens auch schon bei der Theilung des Kerns der Embryosackmutterzelle gelegentlich auf (Fig. 24 Taf. I). In vielen Samenknospen sind solche unregelmässig verlaufende Kerntheilungen in der Mehrzahl der Nucelluszellen erfolgt (Fig. 52 Taf. II), so dass in denselben ausser dem eigentlichen grossen Kern in den Protoplasmasträngen ebenso stark gefärbte, immer auch vollkommen kugelige Kernchen vorhanden sind. Diese Anomalie zeigt also eine gewisse Uebereinstimmung mit der von Juel[1]) während der Pollenbildung von Hemerocallis fulva beobachteten Bildung von kleinen, theilungsfähigen Kernen in den Pollenmutterzellen. Theilungen dieser kleinen Kerne, die bei Hemerocallis so häufig erfolgen sollen, wurden weder in der Embryosackmutterzelle noch in den Nucelluszellen beobachtet.

Die aus einander weichenden Tochterchromosomen (Fig. 43—47 Taf. II) sind gewöhnlich stäbchenförmig, wenige weisen noch schwache

1) O. H. Juel, Die Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen von Hemerocallis fulva und die dabei auftretenden Unregelmässigkeiten. Jahrb. f. wiss. Bot. XXX. 1897. Taf. VI—VIII, pag. 205—226.

Krümmungen auf. Das Diasterstadium dieser Theilung (Fig. 45) unterscheidet sich mit der einfachen Form seiner Chromosomen wesentlich von dem gleichen Stadium der vorausgegangenen heterotypischen Kerntheilung. Die Chromosomen treten zum dichten Knäuel zusammen, aus dem innerhalb der entstehenden Kernmembran bald ein feiner Fadenknäuel (Fig. 49 u. 50 Taf. II) hervorgeht.

Die Eigenthümlichkeiten der geschilderten beiden ersten Kerntheilungen der Embryosackmutterzelle werden wohl in erster Linie durch das Eintreten der numerischen Reduction der Chromosomen bedingt, dann aber auch durch die in Uebereinstimmung mit der Pollenbildung phylogenetisch unzweifelhaft vorgekommene Tetradenbildung.[1]) In Anpassung an eine rasche und gleichmässige Tetradenbildung ist das Ruhestadium der Kerne nach der ersten Theilung möglichst abgekürzt und die für die zweite Theilung erforderliche Längsspaltung, sowohl bei Embryosack- als Pollenmutterzellen, in den ersten Theilungsschritt hinein verlegt worden. Da nun aber bei der immer fortschreitenden Reduction der Embryosackzellen-(Makrosporen) tetrade die in Anpassung an die Tetradenbildung erworbenen Abweichungen von den gewöhnlichen Kerntheilungen unnütz geworden sind, ist es leicht erklärlich, dass die zweite Theilung, der ja keine Zellbildung mehr folgt, bei Paris vortheilhafter sich erst nach einem kurzen Ruhestadium der beiden Kerne vollzieht. Der Eintritt in dieses Ruhestadium hat die Verschmelzung der Längshälften der Chromosomen, der letztern zu einem einheitlichen Chromatinfaden, sowie die grösste Abweichung, welche die von mir geschilderte Kerntheilung im Vergleich zu den bisherigen Angaben aufweist, die neue Längsspaltung des Chromatinfadens zur Folge. Die Einleitung der homöotypischen Kerntheilung durch eine erneute Längsspaltung eines einheitlichen Chromatinfadens ist meines Erachtens ein Versuch, diese Theilung, deren besondere Abweichungen für die Entwickelung werthlos geworden sind, den übrigen Kerntheilungen, die nach ihr mit reducirter Chromosomenzahl stattfinden, wieder gleich zu gestalten.

Die in den vorstehenden Abschnitten gegebene Schilderung der hetero- und homöotypischen Kerntheilung bezieht sich nur auf Paris quadrifolia. Ich habe die entsprechenden Vorgänge bei Trillium

---

1) O. H. Juel, Beiträge zur Kenntniss der Tetradenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXV 1900, pag. 626—659.

hier nicht beschrieben, weil ich nachträglich während des Litteraturstudiums fand, dass vor zwei Jahren die Theilungsvorgänge in den Pollenmutterzellen dieser Pflanze von Atkinson[1]) untersucht worden sind. Da seine Annahme einer eigentlichen Reductionstheilung beim zweiten Theilungsschritte vom Ergebniss meiner bisherigen Untersuchung der Embryosackmutterzellen abweicht, beschloss ich, mit der endgültigen Darstellung dieses Theils meiner Arbeit noch zuzuwarten und in einer besondern Arbeit die Chromosomenreduction in den Pollen- und Embryosackmutterzellen von Trillium vergleichend darzustellen.

Die Vacuolenbildung im Wachsthum des zweikernigen Embryosackes.

Auf die homöotypische Kerntheilung folgt, wie schon erwähnt worden ist, weder bei Paris noch bei Trillium eine Zelltheilung. Die periodisch erfolgende, numerische Reduction der Chromosomen hat bekanntlich den Zweck, zu verhindern, dass die Chromosomenzahl bei jedem Befruchtungsact sich verdopple. Nach der hetero- und homöotypischen Theilung sind aber vor Bildung der Geschlechtszellen bei den Angiospermen in den Pollenzellen noch zwei, in den Embryosackzellen noch 1—3 weitere Kerntheilungen nothwendig. Bis zum Eintritt der ersten dieser Theilungen verstreicht bei Paris und Trillium ein längerer Zeitraum. Während desselben erfolgt das Hauptwachsthum der Embryosackzelle, sowie auch durch reichlichere Ernährung eine Vermehrung der chromatischen Substanz und damit auch ein Wachsthum der beiden Kerne.

In dem gesammten Plasma der wachsenden, zweikernigen Embryosackzelle differenziren sich zunächst, von den Kernen nach allen Richtungen ausstrahlend, eine grosse Zahl etwas stärker färbbarer Fäden (Fig. 53 Taf. II), die sich durch Verschmelzung zu verdichten scheinen, während in den entstehenden Zwischenräumen sich langgestreckte, schmale Safträume bilden (Fig. 145 Taf. V). Von diesen verschwinden in der Folge die meisten wieder. Nur einige wenige, zwischen den beiden Kernen gelegene (Fig. 59 u. 146) vergrössern sich stark und vereinigen sich schliesslich zur grossen centralen Vacuole des Embryosackes. Diese drängt das gesammte Plasma in zwei grössere Portionen am obern und untern Ende der Zelle und zu einem verbindenden, dünnen seitlichen Wandbeleg zusammen (Fig. 60—61 Taf. II; Fig. 147—150 Taf. V).

---

1) G. F. Atkinson, Studies on reduction in plants. Bot. Gazette. July 1899 pag. 1—26.

In meiner Arbeit über die Embryologie von Tulipa Gesn. habe ich angeführt, wie bei dieser Pflanze sehr häufig an Stelle einer centralen, durch Verschmelzung kleiner Vacuolen an jeder andern Stelle eine grosse Vacuole sich bilden kann, welche die beiden Kerne zusammen entweder an das eine oder das andere Ende des Embryosackes drängt und so zu Entwickelungsstörungen Anlass gibt. Sowohl bei Paris als auch bei Trillium können ähnliche Abweichungen eintreten; in den in Fig. 68 und 149 dargestellten Embryosäcken ist eine seitliche, in der in Fig. 160 Taf. VI zur Darstellung gebrachten Embryosackanlage eine grundständige Vacuole gebildet worden, so dass die spätern Kerntheilungen in einer einheitlichen Plasmaansammlung stattfinden. Das Wachsthum der Embryosackzelle und das Ruhestadium der beiden Kerne dauert bei Paris und Trillium etwa vierzehn Tage.

Während der Vergrösserung der Embryosackzelle scheint manchmal in einzelnen Fruchtknoten von Trillium fast durchweg eine Fragmentation der beiden Kerne zu erfolgen. Die so entstehenden Kernpaare sind meistens zusammen nur so gross wie der einzelne Kern, dem sie ihren Ursprung verdanken; sie haben unregelmässige Gestalt und liegen immer hart an einander, scheinen sogar oft noch mit einander in Verbindung zu stehen. Es liegen hier also ähnliche Verhältnisse vor, wie sie Farmer[1]) bei Lilium Martagon beobachtet hat. Da die zweite Kerntheilung im Embryosack, die überdies zur Bildung von vier bedeutend grösseren Kernen führt, als sie uns in diesen Fragmentationen vorliegen, erst später stattfindet und in Fruchtknoten mit diesen Theilungsstadien keine Embryosackanlagen mit den vier kleinen Kernen mehr vorkommen, nehme ich an, dass sich die Kernpaare vor der erfolgenden Theilung wieder zu je einem Kern vereinigt haben. In der Umgebung der beiden Kerne, besonders zur Zeit ihrer Theilung, treten häufig kleine Stärkekörner auf, wie es auch für viele Pollenmutterzellen bereits beschrieben worden ist.[2])

Die zweite Kerntheilung in der Embryosackzelle.

Mit dem Wachsthum der Embryosackzelle und ihrer centralen Vacuole geht zuerst nur eine geringe Vergrösserung der beiden ruhenden Kerne einher. Erst wenn sich diese zur folgenden Theilung

1) Farmer J. B., Direct nuclear division in the embryosac of Lilium Martagon. Ann. of Bot. X, 1896, pag. 107—108.

2) Berthold G., Studien über Protoplasmamechanik, 1886 pag. 187.

vorbereiten, nimmt ihr Volumen wesentlich zu. Aus dem dichten Chromatinnetzwerk differenzirt sich wieder ein deutliches Chromatinband, das in zahlreichen engen Windungen im Kerninnern verläuft (Fig. 65 Taf. III). Durch Quersegmentirung zerfällt es in die einzelnen Chromosomen und zwar, was ich besonders hervorheben möchte, sowohl im obern, als auch im untern Kern in die reducirte Anzahl. Der Chromosomenknäuel besteht also auch im untern Kern (Fig. 66 Taf. III; 151 Taf. V) bei Paris aus 12, bei Trillium aus sechs sehr deutlich wahrnehmbaren Chromosomen von I-, S- oder U-förmiger Gestalt. Die Längssegmentirung in die Tochterchromosomen ist meistens schon während der Einordnung in die Aequatorialplatte wahrzunehmen. In dem in Fig. 67 dargestellten Stadium sind die Tochterchromosomen nur noch an dem Ende mit einander verschmolzen, welches dem Centrum der Kernspindel zugerichtet ist, während die freien Schenkel weit aus einander gespreizt sind. Die aus einander weichenden Tochterchromosomen unterscheiden sich von denjenigen der beiden vorausgangenen Theilungen durch die fast ausnahmslos stäbchenförmige Gestalt und von der homöotypischen im Besondern noch durch die geringere Dicke und bedeutendere Länge.

Die Figuren 62—64 Taf. II, welche die beiden Kerntheilungen aus demselben Embryosack im Diasterstadium darstellen, lassen ersehen, dass allen vier Kernen des Embryosackes, also auch demjenigen (Fig. 64), aus welchem später der untere Polkern und einer der Antipodenkerne entstehen werden, genau die reducirte Chromosomenzahl zugetheilt wird.

Die dritte Kerntheilung in der Embryosackzelle.

Nach der zweiten Kerntheilung treten die vier Kerne allerdings nur für kurze Zeit in den Ruhestand. Sie sind vollkommen gleich ausgebildet und die beiden Gruppen am oberen und unteren Ende des Embryosackes stimmen so genau überein, dass ihre Bilder wohl mit einander vertauscht werden könnten. Die centrale Vacuole ist bei Paris und Trillium auf diesem Stadium schon von bedeutender Grösse, während sie nach der von Guignard und Sargant abweichenden Darstellung von Mottier bei Lilium Martagon noch nicht entstanden sein soll.[1]) Der Embryosack nimmt fortwährend noch an Grösse zu und verdrängt in diesem Stadium hauptsäch-

---

1) Mottier D. M., Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosackes. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXI pag. 136.

lich die gegen die Mikropyle hin liegenden Schichten des Nucellus. Bei Paris war die Embryosackmutterzelle von einem 5—7, bei Trillium dagegen häufig von einem 8—12 Zellschichten mächtigen Mantel überwölbt. Die Auflösung dieser Zellschichten geht nun in der Folge so rasch vor sich, dass nach der Differenzirung der Zellen im Embryosacke bei beiden Pflanzen nur noch 3—4 Zellschichten über dem Scheitel des Embryosackes vorhanden sind.

Die Kerntheilungen des dritten Theilungsschrittes sind sehr leicht und schön zu verfolgen. Sie finden unmittelbar vor dem Oeffnen der Blüthen statt. Die vier Kerne wachsen vor der Theilung noch bedeutend; die chromatische Substanz ordnet sich zu einem stark gewundenen Faden an (Fig. 71—73 Taf. III), der sich nach und nach zur Breite gewöhnlicher Chromosomen verdichtet. Nach der Quertheilung sind die Segmente noch von bedeutender Länge und durchziehen, gerade gestreckt oder in engen Schleifen, das Kerninnere (Fig. 74—76 Taf. III und Fig. 153 Taf. V). Bis zu ihrer Anordnung in die Kernplatte erfolgt noch eine bedeutende Verkürzung. Die grosse Zahl von Embryosäcken, die mit Stadien des letzten Theilungsschrittes gefunden werden, rechtfertigt die Vermuthung, dass diese Theilung, ähnlich wie die heterotypische, langsamer als die anderen stattfindet; im Besondern dürfte das Stadium der getrennten, zum Knäuel vereinigten Chromosomen längere Zeit andauern (Fig. 77—78 Taf. III, Fig. 154—158 Taf. V). Bei der Einordnung in die Kernspindel stellen sich die Chromosomen mit einem kurzen, kaum als Schenkel zu bezeichnenden Stücke in die Aequatorialebene ein, während das viel längere, schwach gebogene Hauptstück gegen einen der Pole der Spindelfigur gerichtet wird. An dem äquatorialen Ende bleiben beim Auseinanderweichen die Tochterchromosomen noch längere Zeit in Verbindung (Fig. 80—84).

Es ist von einiger Bedeutung, dass auch bei diesem dritten Theilungsschritte sowohl bei Paris als auch bei Trillium alle vier Kerne im Mutterknäuel und die Anlage der acht Kerne in den Diastern die gleiche reducirte Chromosomenzahl aufweisen. Bekanntlich finden bei anderen Liliaceen, so namentlich bei den am häufigsten untersuchten Lilium-, Fritillaria- und Tulipa-Arten, bei der Theilung der beiden unteren Embryosackkerne zahlreiche Unregelmässigkeiten statt. Schon in der Form und Grösse weisen die beiden unteren Kerne des Embryosackes, nicht nur im Vergleich zu den beiden oberen Kernen, sondern auch unter einander, grosse Verschiedenheiten auf. Diese Abweichungen sind zuerst bei der so

eingehend studirten Lilium Martagon durch Guignard[1]), Overton[2]), E. Sargant[3]) u. A. beobachtet worden.

Die Ungleichheit in der Entwickelung der oberen und unteren Kerntetrade beginnt nach Guignard schon nach derjenigen Theilung, welche das obere und das untere Ende der Embryosackanlage mit je einem Kerne versieht. „Quand les deux noyaux s'éloignent du centre du sac embryonnaire en se dirigeant vers ses deux extrémités, l'inférieur commence à l'emporter par son volume et sa masse chromatique sur le supérieur. Puis, tous deux se divisent ordinairement dans deux plans différents, plus rarement dans un même plan. Alors on constate, non seulement dans le Lilium Martagon mais aussi dans toutes les autres espèces de Lis que le nombre des segments chromatiques n'est pas le même dans ces deux noyaux en division. On en compte toujours 12 dans celui du haut, tandis que celui du bas en offre souvent 16, 20 ou même 24. Ce qu'il importe de remarquer, c'est que le nombre 12 ne change pas dans le noyau supérieur, ni dans ses dérivés." Der Grössenunterschied der beiden Kerne, der Chromatinreichthum des unteren, ist auch späterhin wiederum durch Mottier[4]) bestätigt worden, der in den Theilungsfiguren des unteren Kernes bis 30, im Mittel aber 20—24 Chromosomen constatirte. Die Ungleichheit der beiden Gruppen verschärft sich noch vor der letzten Theilung, indem die beiden unteren Kerne wohl doppelt so gross als die oberen werden und z. B. bei Tulipa Gesn. ganz absonderliche Gestalt annehmen. Bei der Theilung weist bei Tulipa vor allem der obere der beide Kerne eine grössere, nicht genau bestimmbare, bei Lilium Martagon dagegen nach Guignard zwischen 20 und 24 liegende Chromosomenzahl auf. Diese Chromosomen sind ebenso dick und lang als diejenigen der oberen Tetradengruppe, woraus sich ergibt, dass die Volumvermehrung der beiden Kerne vor der Theilung ebenfalls durch Zunahme der chromatischen Substanz bedingt war.

Während im Allgemeinen seit dem Vorgange von Hofmeister den Antipoden die morphologische Werthigkeit vegetativer Zellen

---

1) Guignard L, Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Ann. d. sc. nat. Bot. 6e série pag. 334. — Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat. Bot. 7e série T. XIV, 1891, pag. 187.

2) Overton E., Beitrag zur Kenntniss der Entwickelung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei Lilium Martagon. Zürich 1891.

3) Sargant E., The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon. I. Oogenesis. Ann. of Bot. X. 1896.

4) Mottier D. M., Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosackes etc. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXI, 1898, pag. 135.

eines weiblichen Prothalliums zuerkannt wird, sind gerade in neuerer Zeit aus der Ungleichheit der Chromosomenzahl der Antipodenkerne und des unteren Polkernes mit den vier Kernen am oberen Ende des Embryosackes, so z. B. von Häcker[1]), abweichende Schlüsse gezogen worden.

Es liegt aber meines Erachtens gewiss nahe, diese ungewöhnliche Entwickelung der beiden unteren Kerne und die abweichende Chromosomenzahl ihrer Theilungsfiguren nicht als typische Entwickelung, sondern als eine secundär erfolgte Abweichung, besonders in Bezug auf den unteren Polkern in Anpassung an eine neue, übernommene Function zu betrachten. Diese Auffassung wurde auch bereits durch Overton[2]) ausgesprochen, der als erster die volle Bedeutung der Chromosomenreduction im Generationswechsel der Pflanzen erkannte. Auch nach ihm sind die Antipoden Gebilde transcendentaler Natur, die öfters degeneriren, so dass auch Unregelmässigkeiten in den zu ihrer Entstehung führenden Theilungen (Vermehrung der Chromosomenzahl, Uebergänge indirecter in directe Theilung) nichts Ungewöhnliches sind. Er vermuthet, dass im Gegensatze zu den genannten Liliaceengattungen bei anderen Pflanzen die Antipodenkerne und der untere Polkern ebenfalls die reducirte Chromosomenzahl aufweisen möchten. Zwei solche Pflanzen liegen, wie die hier gegebene Beschreibung zeigt, in Paris quadrifolia und Trillium grandiflorum wirklich vor, und es dürfte damit nun wohl gezeigt sein, dass auch bei den Angiospermen ursprünglich allen Kernen im Embryosack (also der reducirten geschlechtlichen Generation) die gleiche reducirte Chromosomenzahl zukommt.

Die Kern- und Zelldifferenzirungen im achtkernigen Embryosack.

Die Achsen der Theilungsfiguren am oberen und unteren Ende des Embryosackes können die verschiedensten Lagen zu einander erhalten. Nur in vereinzelten Fällen stehen die beiden Achsen, wie ich bei Tulipa Gesn. immer beobachten konnte, senkrecht zu einander (Fig. 83 und 87 Taf. III, Fig. 161 Taf. VI); gewöhnlich bilden sie beliebige Winkel oder sind parallel, so dass die vier entstehenden

---

1) Häcker V., Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899, pag. 144.

2) Overton E., Ueber die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich Bd. 38. 1893. — On the reduction of the chromosomes in the nuclei of Plants. Ann. of Bot. XI, 1897, pag. 139 bis 143.

Kerne ungefähr in eine Ebene zu liegen kommen. Alle acht Kerne entwickeln sich vor der Zellenbildung im Embryosacke völlig gleichmässig; sehr früh entstehen in ihnen grosse Kernkörperchen. Es ist deshalb und auch der verschiedenen Stellung der Kerne wegen nicht möglich, die Bestimmung des einzelnen derselben sicher zu erkennen. In einem etwas späteren Stadium wird von der gemeinschaftlichen Protoplasmamasse durch eine feine Linie eine untere kleinere mit einem Kern, dem oberen Polkern, abgetrennt; aus der grösseren, drei Kerne enthaltenden Protoplasmacalotte entstehen die beiden Synergiden und die Eizelle, und zwar so, dass die Synergiden Schwesterkerne erhalten, während Eikern und oberer Polkern das zweite Schwesterpaar bilden. Nach der Anlage der drei Zellen erfolgen während ihrer besonderen Ausbildung auch an den Kernen geringfügige Modifikationen.

Die Ausbildung des Eiapparates gestaltet sich, wenigstens bei Paris und Trillium, nicht so regelmässig, wie man aus vielen anderen Untersuchungen schliessen könnte. Nach meinen zahreichen Präparaten sind dabei die mannigfaltigsten Variationen möglich. Die beiden Synergiden allerdings sind, wie es gewöhnlich geschildert wird, unmittelbar unter dem Scheitel des Embryosackes inserirt. Ihre Gestalt ist aber sehr variabel. Bald sind sie mit breiter Basis inserirt (Fig. 100 Taf. IV, 169 u. 170 Taf. VI), bald hängt die eine, bald beide von einer schmalen Ansatzstelle aus in den Embryosack hinunter (Fig. 101 u. 171). Meistens sind die beiden Zellen vollständig mit dichtem Protoplasma erfüllt und der Kern liegt ähnlich wie bei der Eizelle in dem am stärksten färbbaren Plasma des Scheitels der Zelle. Gegen die Basis hin weist besonders bei Trillium das Plasma häufig eine Structur auf (Fig. 101 und 170), die dem „Fadenapparat“ der Synergiden in den Beschreibungen Strasburger's[1]) entsprechen dürfte.

Die Eizelle ist mit den Synergiden dicht unter dem Scheitel, etwas tiefer als dieselben, oft aber auch ganz seitlich an der Wand des Embryosackes befestigt (Fig. 169 Taf. VI; Fig. 102 Taf. IV). Sie ist gewöhnlich plasmaärmer als die Synergiden, das Plasma aber ebenfalls in der ganzen Zelle vertheilt. Etwa in der Hälfte der Eizellen ist die typische grosse Vacuole vorhanden; an ihrer Stelle treten aber oft mehrere kleinere Vacuolen auf. Die Kerne der Synergiden und der Eizelle zeigen sowohl bei Paris als auch bei Trillium vor der Befruchtung nur

---

1) Strasburger E., Ueber Befruchtung und Zelltheilung. 1878.

geringe Verschiedenheiten; indessen lassen sie sich daran unterscheiden, dass die Synergidenkerne schwach gestreckt, der Eikern dagegen wie die beiden Polkerne mehr rundlich erscheint.

Grössere Schwankungen treten in der Ausbildung der Antipodenzellgruppe auf. Sehr häufig finden die beiden Kerntheilungen an diesem Ende des Embryosackes unmittelbar an dem die Vacuole begrenzenden concaven Rande der Plasmamasse statt, wobei dann die Achse der Spindelfigur nicht eine gerade, sondern eine gebrochene oder gebogene Linie bildet. Die vier entstehenden Kerne sind zunächst ebenfalls scheinbar regellos angeordnet, so dass wiederum häufig nicht erkannt werden kann, welche von ihnen den späteren Antipoden zugehören und welcher sich zum untern Polkern differenziren wird. Zuerst ziehen sich die vier Kerne vom Orte ihrer Bildung weg, mehr gegen den Grund des Embryosackes hin, wobei sich unter allmählicher Vergrösserung der eine derselben etwas von den andern sondert (Fig. 92—93 Taf. III). Die drei am Grunde verbleibenden sind die Antipodenkerne. Die Antipodenzellen sind bei Paris und Trillium in einem starken Degenerationsprozesse begriffen. Nur in ganz seltenen Fällen erhalten sie ungefähr die Form der Zellen des Eiapparates (Fig. 96 Taf. III, Fig. 181 Taf. VI). Meistens bilden sie eine kleine Gruppe von drei dicht zusammenschliessenden Zellen (Fig. 94 Taf. III) und häufig erfolgt gar keine Zellbildung, so dass die drei Kerne, die nicht weiterwachsen und auch kein Kernkörperchen aufweisen, in einer einheitlichen, vacuoligen Protoplasmamasse liegen (Fig. 93 und 95). Paris und Trillium bieten also neuerdings Beweise dafür, dass wir in den Antipoden bei der grossen Mehrzahl der Pflanzen einfache, in Reduction begriffene Zellen eines weiblichen Prothalliums zu sehen haben, denen ursprünglich keinerlei nutritorische Function zukommt, die aber eine solche in einzelnen Fällen secundär erworben haben.

Während sich Eiapparat und Antipoden ausbilden, findet auch ein Wachsthum der Polkerne statt, wonach sie bei Trillium meistens die Synergidenkerne und den Eikern an Grösse etwas übertreffen. Der untere Polkern, in vereinzelten Fällen auch sein ebenfalls vergrösserter Schwesterkern (Fig. 174 Taf. VI) wandert im seitlichen Wandbelege in einem ihm zugetheilten Protoplasmastrange an das obere Ende des Embryosackes hinauf. Bei Paris rückt ihm der obere Kern etwas entgegen, bei Trillium dagegen verbleibt derselbe in seiner ursprünglichen Stellung in der Nähe der Eizelle, so dass also die Berührung der beiden Kerne bei Paris etwa im obern

Drittel des Embryosackes, bei Trillium unmittelbar unter, über oder neben der Eizelle stattfindet.

Die sich nähernden Polkerne sind von kugeliger oder schwach birnförmiger Gestalt und gleicher Grösse. Beide enthalten bei Paris, wie die Synergidenkerne und der Eikern, beständig nur ein grosses Kernkörperchen, dessen Durchmesser freilich meistens $^1/_4$—$^1/_3$ des ganzen Kerndurchmessers erreicht. Die ungewöhnlich starke Ausbildung der Nucleolen dieser Kerne, deren Vereinigungsprodukt eine intensive Theilungsfähigkeit zu entwickeln hat, spricht in hohem Maasse für ihren Charakter als nucleärer Stoffwechselprodukte.

In einigen hundert Beispielen, in welchen in meinen Präparaten sich die Polkerne berühren, tritt der untere Polkern von unten an den oberen heran; sehr selten findet die Annäherung so statt, dass die beiden Kerne neben einander zu liegen kommen. (Fig. 97 Taf. III). Die Stellung der Kernkörperchen ist in diesem Stadium immer excentrisch und die Ueberschiebung des untern Polkernes auf den obern findet so statt, dass die Kernkörperchen der beiden Kerne gleichgerichtet sind. (Fig. 98.) Die chromatische Substanz findet sich unter der Kernmembran in Form feiner Körner, die sich in grösster Menge in der Umgebung des Nucleolus angesammelt haben, so dass um denselben eine fast einheitlich stark färbbare Zone erscheint (Fig. 98 und 99, Taf. III).

Anzeichen einer beginnenden Verschmelzung der beiden Kerne vor dem Eintreffen des Pollenschlauches im Embryosacke sind nicht zu beobachten. Bei vielen der bisher untersuchten Pflanzen hingegen ist eine mehr oder weniger vollständige Vereinigung der Polkerne vor der Befruchtung Regel.[1]) Ein ähnliches Verhalten, wie ich es eben für Paris und Trillium geschildert habe, ist in letzter Zeit von Guignard[2]) auch bei Endymion nutans constatirt worden. Auch hier heften sich die beiden Kerne aneinander, lange bevor der Pollenschlauch in das Ovulum eintritt, sie platten sich an der Vereinigungsstelle ab, verschmelzen aber nicht miteinander. „Leurs contours restent distincts et leurs éléments figurés, charpente chromatique et nucléoles conservent les caractères qu'ils présentaient avant leur accolement.“

---

1) Strasburger E., Ueber Befruchtung und Zelltheilung. — Guignard L., Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. Ann. d. sc. 1882.

2) Guignard L., Les découvertes récentes sur la fécondation chez les végétaux angiospermes. (Vol. jub. du cinquantenaire de la soc. de Biologie. 1899.)

Als Abweichung vom normalen Entwickelungsgange des Embryosackes habe ich in etwa 10 Fällen gefunden, dass die Zellbildung im achtkernigen Embryosacke unterbleibt und die Kerne regellos in einer mehr oder weniger zusammenhängenden Plasmamasse vertheilt sind. Ich habe zwei dieser Anomalien in meinen Figuren dargestellt. Im einen Falle (Fig. 166—168 Taf. VI) durchziehen dicke Plasmastränge einen vacuolenreichen, grossen Embryosack; sieben seiner Kerne sind im oberen Theile der Zelle gruppirt, ein einziger hat sich in den unteren Theil verirrt. Um denselben hat sich eine Antipodenzelle gebildet, welche sich noch einmal getheilt hat (Fig. 168 Taf. 6). Im anderen, nicht weniger merkwürdigen Beispiele sind 10 verschieden grosse Kerne im Embryosacke enthalten, deren übergrosse Zahl wahrscheinlich durch Fragmentation zweier derselben entstanden ist (Fig. 165 Taf. VI). Diese Kerne haben eine eigenthümliche vacuolige Structur, die sich vielleicht aus reichlicher Bildung von Kernsaft innerhalb einer unverändert bleibenden geringeren Menge von chromatischer Substanz erklären lässt.

Die Befruchtungserscheinungen.

Die Pollenkörner von Paris und Trillium, das Austreiben der Pollenschläuche und ihr Wachsthum bis in's Innere des Fruchtknotens zeigen keine bemerkenswerthen Abweichungen von denselben Erscheinungen bei andern, bereits untersuchten Liliaceen. In Culturen im hängenden Tropfen findet die Theilung des generativen Kerns gewöhnlich nach 20—24 Stunden statt. Die zwei Tochterkerne, die Spermakerne, sind in Anpassung an den geringen Durchmesser des Pollenschlauches 10—12mal so lang als breit.

Die Mikropyle der Samenknospen ist sehr eng, so dass wohl immer nur ein Pollenschlauch in dieselbe einzudringen vermag. Er durchbricht die 3—4 Nucelluszellschichten, die den Scheitel des Embryosackes überdecken, und dringt mit seiner Spitze in denselben hinein. Es erfolgt hierauf eine Stauung seines Inhaltes, die wahrscheinlich auch das Platzen seiner vordersten Membranpartie zur Folge hat. Ein Theil des im Pollenschlauch enthaltenen Plasma wird infolge dessen sammt den beiden Kernen entweder am Grunde der Eizelle oder in eine der beiden Synergiden entleert. Durch die Stauung des Pollenschlauchinhaltes veranlasst, hat bereits eine Condensirung der chromatischen Substanz der beiden Spermakerne begonnen (Fig. 104 Taf. IV; Fig. 175 Taf. VI), wobei sie zugleich kürzer und gedrungener, häufig auch gekrümmt werden (Fig. 104).

Guignard schrieb nach seiner letzten Untersuchung des Befruchtungsvorganges bei Lilium Martagon[1]) den beiden spiralig gekrümmten Spermakernen eine Eigenbewegung zu und benannte sie aus diesem Grunde als „anthérozoïdes“. Nach seinen weitern Studien an Endymion[2]) und an den Tulpen,[3]) bei welchen er die Spermakerne in Form gewöhnlicher Kerne fand, gab er seine Ansicht wieder auf, während Nawaschin[4]) auch auf Grund seiner späteren Befunde bei Helianthus und Rudbeckia, deren generative Kerne wiederum korkzieherartige Gestalt haben, ihnen immer noch die Fähigkeit unabhängiger Bewegungen zuerkennt.

Guignard stellte bei Lilium Martagon fest, dass zuerst der eine der beiden Spermakerne, gewöhnlich der grössere, den beiden Polkernen zuwandert und erst der zweite die Befruchtung des Eikerns vollzieht. Bei Paris und Trillium scheinen mir die beiden Spermakerne völlig gleichartig zu sein und entweder gleichzeitig oder abwechselnd sich dem Kerne, mit welchem jeder sich zu vereinigen strebt, zu nähern (Fig. 105 Taf. IV; Fig. 175 Taf. VI). In einem einzigen Falle gelang es mir bei Paris, einen birnförmigen Spermakern ausserhalb des Eiapparates in dem breiten Plasmaband zu finden, welches von der Eizelle oder einer Synergide aus zu den aneinanderliegenden Polkernen führt (Fig. 114 Taf. IV). Diejenige Synergide, in welche der Pollenschlauch eindringt oder durch welche der eine Spermakern seinen Weg nimmt, collabirt und wird rasch resorbirt (Fig. 106 u. 108), während die andere häufig noch in viel ältern Stadien vollständig erhalten erscheint (Fig. 110 Taf. IV). Als eine allerdings sehr seltene Ausnahme habe ich bei Trillium in einem Embryosacke auch Synergidenbefruchtung[5]) gefunden. Die eine der beiden Synergiden zeigt hier eine der Eizelle ähnliche Ausbildung

1) Guignard L., Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. C. r. Acad. d. sc. Paris, 4 avr. 1899.

2) Guignard L., Les découvertes récentes . . . 1899.

3) Guignard L., L'appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes. Ann. d. sc. nat. 1900.

4) Nawaschin S., Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella. Bulletin de l'acad. imp. d. sc. d. St. Petersb. 1898, pag. 377. — Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledonen. Ber. d. d. bot. Ges. 1900 pag. 224—230.

5) Ueber weitere Beispiele von Synergidenbefruchtung siehe: A. Dodel, Beiträge zur Kenntniss der Befruchtungserscheinungen bei Iris sibirica. Zürich 1891. — L. Guignard, Recherches sur l'embryogénie des Légumineuses 1882, pag. 55. — E. Overton, Beitrag z. Kenntniss der Entwickelung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte b. Lil. Martagon. Zürich 1891.

und ihr Kern ist wie derjenige der Eizelle in Vereinigung mit einem Spermakern begriffen. Ob diese anormale Befruchtung das Ausbleiben der Polkernbefruchtung verursachte, oder durch das Eindringen eines weiteren Pollenschlauches in die Mikropyle ermöglicht wurde, ist aus dem Präparate nicht zu ersehen.

Die Vereinigung eines Spermakernes mit den Polkernen veranlasst die sofortige Weiterentwickelung des Copulationsproduktes. Der ersten Theilung geht aber eine Wanderung desselben an das Antipodialende des Embryosackes und die Bildung einer dichten Plasmaansammlung noch voran (Fig. 181 Taf. VI). Bei vielen Orchideen[1]) und einigen Compositen[2]) erfolgt, wie schon erwähnt wurde, eine vollständige Verschmelzung der Polkerne bereits vor dem Eintreffen des Pollenschlauches in der Samenknospe. Bei Paris und Trillium dagegen kann weder von einer Verschmelzung der Polkerne unter einander, noch von einer solchen mit dem Spermakerne gesprochen werden. In sehr vielen Fällen beginnt sich schon vor dem Eintreffen eines Spermakernes in jedem der beiden an einander haftenden Kerne ein deutlicher Kernfaden auszubilden (Fig. 114, 119 und 118) und es scheint mir daher sehr wohl möglich, dass Kerne, deren Vorbereitungen zur Theilung schon so weit gediehen, wie z. B. in dem in Fig. 114 dargestellten Stadium, auch ohne Einwirkung eines Spermakernes zur vollständigen Theilung befähigt sind.

Auch in dem, den Polkernen zugewanderten Spermakern bildet sich, nachdem er zunächst sein Volumen vergrössert und oft ein Kernkörperchen gebildet hat (Fig. 115 Taf. IV; Fig. 176—178 Taf. VIII), ein selbständiger Chromatinfaden aus (Fig. 117 Taf. IV).

Es ist mir noch nicht gelungen, die Zahl der bei der ersten Theilung aus den drei Fadenknäueln sich in eine gemeinsame Kernplatte einordnenden Chromosomen zu ermitteln. Bei Lilium Martagon, dem einzigen in dieser Beziehung bis jetzt näher bekannten Beispiele, beträgt die Anzahl dieser Chromosomen 36—48 (von denen 12 vom Spermakern, 12 vom obern und 12—24 vom untern Polkern herstammen). Da bei Paris und Trillium alle drei in Vereinigung getretenen Kerne bei ihrer Entstehung die reducirte Chromosomenzahl erhielten, müssten sich demzufolge bei Paris 36, bei Trillium 18 Chromosomen in dieser ersten Kernspindel vereinigen. Obgleich diese, wie auch die beiden

1) Strasburger E., Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung“ bei den Angiospermen. Bot. Zeitg. Bd. 58, 1900, pag. 293—316.

2) Land W., Double fertilization in Compositae. Bot. Gaz. 1900, 30 pag. 252—260.

folgenden Endospermkerntheilungen sehr rasch verlaufen und daher fast in allen Schnitten ruhende Kerne oder dichte Knäuel getroffen werden (Fig. 120 Taf. IV; Fig. 182—184 Taf. VI), hoffe ich doch, durch eine weitere Untersuchung wenigstens bei Trillium die Chromosomenzahl dieser ersten Theilung bestimmen zu können.

Ueber die Bedeutung und den Zweck der „Doppelbefruchtung“ sind seit ihrer Entdeckung in den beiden letzten Jahren viele Ansichten geäussert worden. Während der eine ihrer Entdecker, Nawaschin, in der Vereinigung eines Spermakernes mit den Polkernen eine wahre Befruchtung erblickt und deshalb das Endosperm als Embryo mit ernährungsphysiologischer Function auffasst, spricht Guignard dieser Kernvereinigung den Hauptzweck der Befruchtung, die Uebertragung vererbbarer Eigenschaften, ab und sieht ihren Nutzen hauptsächlich in der gewissermassen durch Energieassociation bewirkten raschern Theilungsfolge der Endospermkerne. Dangeard, in seinem interessanten „Essai sur la reproduction sexuelle“, bezeichnet den Vorgang als „adelphophagie compliquée de fécondation ordinaire“, in welcher in erster Linie der Vereinigung der Polkerne (mésodes) der Zweck der Energieassociation zukommt.

Durch die Vereinigung der drei Kerne wird also, darin stimmen alle Forscher überein, zum mindesten die Entwickelung des Endosperms gefördert, eines Prothalliumgewebes, dessen Entwickelung vor der Befruchtung im Vergleich zu den Gymnospermen und den Gefässkryptogamen äusserst eingeschränkt worden ist. Dabei werden durch den Spermakern, wie die bei Zea Mays angestellten Hybridationsversuche zeigen,[1]) dem Copulationsprodukt auch Vererbungsmerkmale übertragen. Indessen hat Webber[2]) nachgewiesen, dass das Endosperm bei diesen Kreuzungen nicht immer Hybridencharakter annimmt, was er darauf zurückführt, dass in allen Fällen, wo die Befruchtung der Polkerne ausbleibe, dieselben sich auch ohne Vereinigung mit einem Spermakerne zu theilen beginnen.

Während der Bildungsprocess eines Additionsproduktes der beiden Polkerne und einem Spermakern, des sog. secundären Embryosackkerns oder, wie er wohl bezeichnender genannt wird, des primären Endospermkerns eine Anpassung an möglichst rasche

---

1) De Vries, Sur la fécondation hybride de l'albumen. C. r. de l'acad. d. sc. P. 1899 Nr. 23. — Correns, Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XVII, 1899, Heft 10.

2) Webber H. J., Xenia, or the immediate effect of Pollen in Maize. Bull. U. S. Dep. of Agricult. XXII 1900, Sep.-Abdr. pag. 1—40.

Theilungsfähigkeit darstellt, findet die Vereinigung von Ei- und Spermakern, die eigentliche Befruchtung, langsamer und vollständiger statt. Der dem Eikern anliegende Spermakern ist anfänglich, namentlich bei Trillium (Fig. 176 u. 175 Taf. VI), mehrmals kleiner als der erstere; er wächst aber sehr rasch zur vollständigen Grösse des Eikerns heran (Fig. 179 Taf. VI; Fig. 106 Taf. IV). In seinem Innern wird ein Kernkörperchen sichtbar. Die beiden Kerne platten sich an der Berührungsfläche gegenseitig ab, worauf eine allmähliche Lösung der trennenden Kernmembran und eine Vereinigung der chromatischen Substanzen erfolgt (Fig. 108 Taf. IV). Die Verschmelzung geht so vollkommen vor sich, dass nur noch kleine Unebenheiten der ganzen Oberfläche an die Vereinigung zweier Kerne erinnern. Freilich ist es dennoch sowohl bei Paris als auch bei Trillium leicht, die befruchteten von den unbefruchteten Eikernen zu unterscheiden. Die erstern, die sog. Keimkerne, sind bei beiden Pflanzen stärker färbbar und meistens auch von der doppelten Grösse des Eikerns (Fig. 108 u. 110 Taf. IV). Ein ganz sicheres Erkennungszeichen sind, wenigstens bei Paris, die zwei vom Ei- und Spermakern herstammenden Nucleolen der Keimkerne, deren Vereinigung gar nie zu erfolgen scheint. Bei Trillium ist dieses Merkmal nicht zuverlässig, da auch im unbefruchteten Eikern, ähnlich wie in den Pol- und Synergidenkernen, häufig zwei Kernkörperchen vorkommen (Fig. 170 u. 178 Taf. VI). Dass im Keimkern eine wirkliche Vermischung der chromatischen Substanz der beiden Kerne stattfindet, zeigt Fig. 111 Taf. IV, wo im Keimkern nach der Quersegmentirung des Chromatinfadens zahlreiche Chromosomen im ganzen Kernraume, ohne Anordnung in zwei getrennte Gruppen, sichtbar sind.

Durch die Befruchtung erhält die aus der befruchteten Eizelle hervorgehende ungeschlechtliche Generation wieder die volle Chromosomenzahl. So konnten in der Spindelfigur der ersten Theilung (Fig. 112 Taf. IV) deutlich 18 Mutterchromosomen, im Diasterstadium (Fig. 113) 21 Tochterchromosomen unterschieden und gezeichnet werden.

Bei den meisten Thieren existirt wohl ein directer physiologischer Zusammenhang zwischen Befruchtung und Eitheilung, indem durch das Spermatozoon ein Centralkörper in das Ei eingeführt wird, von welchem die Centralkörper der Furchungsspindeln abstammen. Aehnlich wie auch bei Metazoen dieser Zusammenhang nicht unbedingt nothwendig ist,[1]) fehlen die Centrosomen, wie den andern Kernen auch

1) Siehe Häcker V., Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899, pag. 189.

den Geschlechtskernen der höhern Pflanzen. Es ist daher in den neuern Untersuchungen schon wiederholt darauf aufmerksam gemacht worden,[1]) dass eine grössere oder kleinere Menge von Plasma, darunter jedenfalls auch das Plasma der aufgelösten generativen Zelle selbst, in die Eizelle, vielleicht auch zu den Polkernen gelangt und die sonst durch Centrosomen bewirkte Förderung der auf die Befruchtung folgenden Theilung bewirkt. Ich habe bei Paris und Trillium die Richtigkeit dieser Wahrnehmung ebenfalls constatiren können.

Die beiden Vorgänge bei der geschlechtlichen Fortpflanzung, die Uebertragung väterlicher und mütterlicher Eigenschaften auf den Keim und die Anregung desselben zur Weiterentwicklung gehen nicht ausnahmslos bei jeder Embryo- und Endospermbildung neben einander her. Bei den in letzter Zeit bekannt gewordenen neuen Beispielen von Parthenogenesis, d. h. ohne Befruchtung erfolgender Embryobildung (Antennaria alpina, Alchemillaarten, Balanophora), erfolgt sowohl die Embryo- als auch die Endospermentwickelung ohne den bei andern Pflanzen durch die Vereinigung mit den Spermakernen gegebenen Anstoss. Die Anregung zur Weiterentwickelung kann also offenbar auch noch durch andere Factoren als durch die Vereinigung der weiblichen Kerne mit dem männlichen erfolgen.[2])

Die Theilung des Keimkerns erfolgt ungefähr nach dem vierten oder fünften Theilungsschritte der Endospermbildung. Die weitere Entwickelung des jungen Embryo (Fig. 121—123 Taf. IV) ist zunächst äusserst langsam. Er verharrt im zweizelligen Zustand, bis ca. 300 Endospermkerne entstanden sind. Eine folgende Theilung (Fig. 123) erfolgt gewöhnlich erst, wenn sich die erste Endospermzellschicht zu bilden beginnt.

Zum Schlusse mag noch bemerkt werden, dass bei Paris und Trillium im Endosperm nicht wie bei vielen andern Liliaceen Reservecellulose gebildet wird, sondern die Membranen ganz dünn bleiben und im Innern der plasmareichen Zellen (Fig. 124 Taf. IV) sehr viele, theilweise recht grosse Stärkekörner auftreten.

Zusammenfassung.

1. Die Maximalzahl der Chromosomen in den Theilungsfiguren vegetativer Kerne (Nucellus, Integumente, Funiculus etc.) beträgt bei

---

1) Guignard L., L'appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes. Ann. d. sc. nat. VIII s. Bot. T. XI 1900. — Strasburger E., Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung" bei den Angiospermen. Bot. Zeitg. 58, 1900, pag. 293—316.

2) Goebel K., Organographie der Pflanzen. II. Theil 2. Heft pag. 793 u. 794.

Paris 24, bei Trillium 12. Diese Maximalzahl kann bei Trillium in vielen Kerntheilungen wahrgenommen werden. Die Thatsachen, dass

a) in den vegetativen Kerntheilungen von Trillium nach der Maximalzahl die Achtzahl der Chromosomen am häufigsten ist,
b) innerhalb der Gattung der Liliaceen die Zweier- und die gemischte Boveri'sche Reihe neben einander vorkommen,
c) Trillium nur die halbe Chromosomenzahl der nahe verwandten Paris aufweist,

lassen sich am einfachsten durch Annahme einer succedanen Theilung des Chromatinfadens erklären, bei welcher theils eine Zweitheilung unterbleibt, theils der Factor 3 der gemischten Reihe bei einzelnen Gattungen, ja auch bei den vegetativen Theilungen derselben Gattung, wieder durch den Factor 2 ersetzt worden ist.

2. Die Embryosackmutterzelle entsteht bei Paris und Trillium am Scheitel des jungen Nucellus in der subepidermalen Zellschicht und wird durch rasche Theilungen der äussersten Zellschicht in die Mitte des Nucellus oder sogar auf seinen Grund hinab gelagert.

3. Nachdem sich die chromatische Substanz ihres Kerns zu einem einheitlichen Chromatinfaden angeordnet hat, erfolgt sehr frühzeitig dessen Längsspaltung. Bei der Quersegmentation findet die numerische Reduction der Chromosomen statt, so dass bei Paris 12, bei Trillium 6 (die bis jetzt kleinste, nur noch bei Naias constatirte Chromosomenzahl der Phanerogamen) längsgespaltene Fadenstücke entstehen, deren Contraction zu den typischen Chromosomen in einem dichten Knäuel an einem Punkte der Kernoberfläche unter Bildung des sog. Synapsisstadiums erfolgt. Der Nucleolus wird nicht aus dem Kernraum ausgestossen, sondern innerhalb desselben resorbirt.

4. Während der heterotypischen Theilung ist bei Paris schon in der Aequatorialplatte eine zweite Längsspaltung der Mutterchromosomen zu bemerken; die so entstehenden Längshälften der Tochterchromosomen trennen sich indessen erst vor der Ausbildung des Diasterstadiums mehr oder weniger von einander.

5. Während in den Tochterkernen die Enkelchromosomen sich wieder aneinander legen und die Tochterchromosomen an den Enden zu einem zusammenhängenden Chromatinbande verschmelzen, wird die Embryosackmutterzelle in zwei Tochterzellen getheilt.

6. Zu Beginn der Prophasen der zweiten Theilung erfolgt eine neue Längsspaltung des Chromatinfadens; ob die durch diese Längs- und die nachfolgende Quersegmentation entstehenden längsgespaltenen Chromosomen mit den Tochter- und Enkelchromosomen

der Anaphasen der ersten Theilung übereinstimmen, ist also bei Paris nicht mehr zu entscheiden. — Die in Anpassung an die Tetradenbildung erworbenen Abweichungen dieser zweiten Theilung sind unnütz geworden und der Eintritt einer neuen Längsspaltung nach einem vorausgegangenen kurzen Ruhestadium kennzeichnet das Bestreben, diese Theilung den folgenden Theilungen mit reducirter Chromosomenzahl gleich zu gestalten.

7. Der homöotypischen Kerntheilung, in welcher die Chromosomenhälften in Form einfacher, gerader Stäbchen aus einander weichen, folgt nur noch in wenigen, als Rückschläge aufzufassenden Fällen entweder in der einen oder der anderen der beiden Tochterzellen eine neue Zelltheilung.

8. Gewöhnlich entwickelt sich die untere der beiden zweikernigen Tochterzellen zum Embryosack, während die obere, in welcher bei Trillium die homöotypische Kerntheilung gewöhnlich nicht mehr erfolgt ist, von ihrer Schwesterzelle und den benachbarten Nucelluszellen verdrängt wird.

9. Bei normaler Weiterentwickelung der Embryosackzelle werden die beiden Kerne durch Bildung einer grossen centralen Vacuole mit dem grösseren Theil des Plasmas an die Enden der wachsenden Zellen gedrängt; während dieses Ruhestadiums der Kerne erfolgt eine Vermehrung ihrer chromatischen Substanz; ein Grössenunterschied der beiden Kerne ist selbst vor ihrer Theilung nicht vorhanden.

10. In den beiden folgenden Theilungsschritten finden im ersten die zwei, im zweiten die vier Kerntheilungen, im Gegensatze zu dem von Guignard u. A. beschriebenen Vorgange bei Lilium-Fritillaria- und Tulipa-Arten, vollständig gleichzeitig und gleichartig statt, so dass also auch die Antipodenkerne und der untere Polkern bei Paris die Chromosomenzal 12, bei Trillium 6 aufweisen.

11. Die Anordnung und Differenzirung der Zellen des Eiapparates ist eine sehr mannigfaltige und in hohem Grade von der Form des Embryosackes und den ursprünglichen Lagerungsverhältnissen der vier Kerne der oberen Tetrade bedingt. Die Antipoden unterliegen einer offenbar weiter fortschreitenden Degeneration, indem in vielen Fällen die Ausbildung von besonderen Zellen unterbleibt. Irgend welche Rolle in der Ernährung der übrigen Theile des Embryosackinhalts kann ihnen also nicht zukommen.

12. Von den beiden Polkernen wandert ausnahmslos der untere an das Ovarialende des Embryosackes hinauf, wo er bei Paris in

einiger Entfernung, bei Trillium unmittelbar über oder neben der Eizelle mit dem oberen Polkern zusammentrifft. Eine eigentliche Verschmelzung der Polkerne findet weder vor noch nach dem Eintreffen des Spermakerns statt. Häufig beginnt in jedem derselben die Bildung eines deutlichen Chromatinfadens schon vor der Vereinigung mit einem Spermakerne, so dass eine Weiterentwickelung auch ohne Vereinigung mit einem solchen wahrscheinlich sein dürfte. Die erste Theilung des Vereinigungsproduktes, des primären Endospermkernes, findet erst statt, nachdem die aus den zwei oder drei Kernen bestehende Kerngruppe an das Antipodialende gewandert ist.

13. Im Gegensatze zu der „Pseudobefruchtung" des Endosperms findet eine vollkommene Verschmelzung von Ei- und Spermakern statt, so dass das Copulationsprodukt, der Keimkern, nur noch an seiner Grösse, der stärkeren Färbbarkeit und bei Paris an der Anwesenheit der zwei nicht verschmelzenden Kernkörperchen erkannt werden kann.

14. Beim Befruchtungsakt gelangt ausser dem Spermakern auch Protoplasma des Pollenschlauches und wohl auch der aufgelösten generativen Zellen sowohl zum Eikern als auch zu den Polkernen. Dasselbe bedingt vielleicht in ähnlichem Sinne die Theilungsfähigkeit der befruchteten Kerne wie das im Spermatozoon ins thierische Ei gelangte Centralkörperchen.

15. Die Theilung des Keimkerns findet statt, wenn 16—32 Endospermkerne im Innern des Embryosackes vertheilt sind; die Chromosomenzahl ist durch Vereinigung zweier Kerne mit reducirter Zahl wieder zu derjenigen der ungeschlechtlichen Generation geworden.

Litteraturverzeichniss.

Atkinson G. F., Studies on reduction in Plants. Bot. Gazette. July 1899 Nr. 1 pag. 1—26.

Belajeff Wl., Ueber die Karyokinese in den Pollenmutterzellen von Larix und Fritillaria. Ref. Bot. Jahrb. XX, 1892. I. Abt. 533.

— — Ueber die Aehnlichkeit einiger Erscheinungen in der Spermatogenese bei Thieren und Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. XV, 1897, pag. 342—345.

— — Einige Streitfragen in den Untersuchungen über die Karyokinese. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XV, 1897, pag. 345—349.

— — Ueber die Reductionstheilung des Pflanzenkerns. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XVI, 1898, pag. 27—34.

Berthold G., Studien über Protoplasmamechanik. 1886.

Dangeard P. A, Théorie de la sexualité. Le Botaniste 6me série, pag. 263.

Dangeard, P. A., Programme d'un essai sur la reproduction sexuelle.
Dixon H., The nuclei of Lilium longiflorum. Abnormal nuclei in the endosperm of Fritillaria imp. Proceedings of r. Irish Acad. Vol. III, 1895.
Dodel A., Beiträge zur Kenntniss der Befruchtungserscheinungen bei Iris sibirica. Zürich 1891.
Farmer J. B., On nuclear division in the pollen-mothercells of Lilium Martagon. Ann. of. Bot. VII, 1893, pag. 392—396.
— — Ueber Kerntheilungen in Lilium-Antheren. Flora 1895 Heft 1.
— — On spore formation and nuclear division in the Hepaticae. Ann. of Bot. IX, 1895, pag. 482.
— — Direct nuclear division in the embryo-sac of Lilium Martagon. Ann. of Bot. X, 1896, pag. 107—108.
Fischer A., Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899.
Flemming W., Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig 1882.
Goebel K., Organographie der Pflanzen. II. Theil.
Grégoire V., Les cinèses polliniques chez les Liliacées. La cellule, T. XVI, 1899, pag. 35.
Guignard L., Recherches sur l'embryogénie des Légumineuses. 1882.
— — Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes. Ann. d. sc. nat. Bot. 1882.
— — Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Ann. d. sc. nat. Bot. VIme série.
— — Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat. 7me série Bot. T. XIV 1891, pag. 163—296.
— — Sur la constitution des noyaux sexuels chez les végétaux. C. R. Paris. CXII, 1891, pag. 1074—1076.
— — Les centres cinétiques chez les végétaux. Ann. sc. nat. Bot. 8me série T. V, 1898.
— — Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes. C. r. Acad. d. sc. Paris. 4 avr. 1899.
— — Les découvertes récentes sur la fécondation chez les végétaux angiospermes (Vol. jub. du cinquantenaire de la soc. de Biologie 1899, pag. 189—198.)
— — Le développement du Pollen et la réduction chromatique dans le Naias maior. Arch. d'anatomie microscop. publ. p. Balbiani et Ranvier t. II, 1899, pag. 455—509.
— — L'appareil sexuel et la double fécondation dans les tulipes. Ann. d. sc. nat. 8me série Bot. T. XI, Nr. 5 und 6, 15. Mai 1900.
Häcker V., The reduction of the chromosomes in the sexual cells as described by Botanists. A reply to Prof. Strasburger. Ann. of Bot. IX, 1895, pag. 95—101.
— — Ueber weitere Uebereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Thiere und Pflanzen. Biol. Centralblatt Bd. 17, 1897, pag. 738.
— — Ueber vorbereitende Theilungsvorgänge bei Thieren und Pflanzen. Verh. d. zoolog. Ges. 1898.
— — Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.
Hertwig O., Die Zelle und die Gewebe. Jena 1893.
Ishikawa, Studies of reproductive elements. III. Die Entwickelung der Pollenkörner von Allium fistulosum. Ref. Bot. Centralbl. 1897 B. pag. 211—212.

Juel H. O., Die Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen von Hemerocallis fulva und die bei denselben auftretenden Unregelmässigkeiten. Jahrb. f. wiss. Bot. XXX, 1897, pag. 205—226.

— — Beiträge zur Kenntniss der Tetradenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXV, 1900, pag. 626—659.

Körnicke M., Untersuchungen über die Sexualorgane von Triticum. Verhandlg. d. naturh. Vereins d. Rheinl. LIII, 1896, pag. 149—185.

— — Studien über Embryosackmutterzellen. Sitzungsber. der niederrh. Ges. f. Nat.- und Heilkunde. Bonn 1901.

Land W., Double fertilization in Compositae. Bot. Gazette 1900, 30, pag. 252—260.

Möbius, Die neuesten Untersuchungen über den Befruchtungsprocess bei Blüthenpflanzen. Biol. Centralbl. Bd. XIX, 1899, pag. 473—484.

Moore J. E., On the essential similarity of the Process of chromosome reduction in animals and plants. Ann. of Bot. IX, 1895, pag. 435.

Mottier D. M., Beiträge zur Kenntniss der Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dicotyledonen und Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX, 1897, pag. 169—204.

— — Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXI, 1897, pag. 125—158.

— — Ueber die Chromosomenzahl bei der Entwickelung der Pollenkörner v. Allium. Ber. d. d. bot. Ges. XV, 1897, pag. 474—475.

Nawaschin S., Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei Lilium Martagon und Fritillaria tenella. Bull. de l'acad. imp. d. sc. d. St. Petersb. 1898, pag. 377.

— — Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledonen. Ber. d. d. bot. Ges. 1900, pag. 224—230.

Nemec B., Ueber die karyokin. Kerntheilung in den Wurzelspitzen von Allium Cepa. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII, pag. 313—336.

Overton E., Beitrag zur Kenntniss der Entwickelung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei Lilium Martagon. Zürich 1891.

— — Ueber die Reduction der Chromosomen in den Kernen der Pflanzen. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. Zürich. Bd. 38, 1893.

— — On the reduction of the chromosomes in the nuclei of Plants. Ann. of Bot. XI, 1897, pag. 139—143.

Sargant E., The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon. I. Oögenesis. Ann. of Bot. X, 1896, pag. 445—477. II. Spermatogenesis. Ann. of Bot. XI. 1897, pag. 187—224.

— — Direct nuclear division in the Embryo-sac of Lilium Martagon. Ann. of Bot. X, 1896.

— — Recent work on the results of Fertilization in Angiospermes. Ann. of Bot. Vol. XIV, 1900.

Schniewind-Thies J., Die Reduction der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kerntheilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. Jena 1901, 34 S., 5 Taf.

Strasburger E., Ueber Befruchtung und Zelltheilung.

— — Ueber Theilung des Zellkerns und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Bonn 1882.

Strasburger, E., Die Controversen der indirecten Kerntheilung. Bonn 1884.
— — Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche. Jena 1888.
— — Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwickelungsgang der Organismen. Biol. Centralbl. XIV, 1894, pag. 817—838 u. 849—866.
— — Karyokinetische Probleme. Jahrb. f. wiss. Bot. XXVIII, 1895, pag. 151.
— — Ueber Cytoplasmastructuren, Kern- und Zelltheilung. Jahrb. f. wiss. Bot. XXX, pag. 375—405.
— — Ueber Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. XXX, 1897, pag. 406—422.
— — Einige Bemerkungen zur Frage nach der „doppelten Befruchtung“ bei den Angiospermen. Bot. Zeitg. Bd. 58, 1900, pag. 293—316.
— — Ueber Reductionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Zilienbildner im Pflanzenreich. 1900.
— — Einige Bemerkungen zu der Pollenbildung bei Asclepias. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XIX, 1901, pag. 450—461.
Strasburger, E., und Mottier, D. M., Ueber den zweiten Theilungsschritt in Pollenmutterzellen. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XV, 1897, pag. 327—332.
Thomas E., Double fertilization in a Dicotyledon (Caltha palustris). Ann. of Bot. 1900, Bd. XIV, pag. 527—535.
Van Thieghem, Sur le prothalle femelle des Stigmatées. Journ. de Bot. avr. 1900, pag. 100—104.
Webber H. J., Xenia, or the immediate effect of Pollen in Maize. Bull. U. S. Dep. of Agricult. XXII, 1900. Sep.-Abdr. pag. 1—40, 4 Taf.
Wiegand K. M., The development of the microsporangium and microspores in Convallaria and Potamogeton. Bot. Gazette. Vol. XXVIII, Nov. 1899 Nr. 5, pag. 328—359.
Zacharias, Ueber das Verhalten des Zellkerns in wachsenden Zellen. Flora, Ergänzungsband 1895, pag. 217—266.
Zimmermann A., Die Morphologie und Physiologie des pflanzl. Zellkerns. Jena 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Fixirung mit absol. Alkohol; Färbung mit Hämatoxylin-Eosin-Bismarckbraun.

Vergrösserung: Alle Kerntheilungsstadien sind mit Zeiss hom. Imm. 2.0 mm, n. Ap. 1.30, Tub. 160 mm, Comp. ocular 8 und dem Zeichnungsapp. n. Abbé gezeichnet worden (Vergröss. = 1500). Alle andern Figuren bei derselben Tubusstellung, dem gleichen Objectiv und Zeichnungsocular n. Leitz. (Vergrösserung = 750.)

Tafel I: Paris quadrifolia.

Fig. 1. Kern der Embryosackmutterzelle mit einem grösseren und einem kleinern Nucleolus. Chromatinsubstanz in Gestalt gröberer und feinerer Körner. 1500 : 1.

„ 2. Embryosackmutterzelle. Kern mit feinem, noch nicht gespaltenem Chromatinfaden. 750 : 1.

Fig. 3. Kern der Embryosackmutterzelle. Kernfaden deutlich die Zusammensetzung aus färbbaren und farblosen Bestandtheilen zeigend. 1500:1.

„ 4. Chromatinfaden im Kern der Embryosackmutterzelle nach erfolgter Längsspaltung. 1500:1.

„ 5—6. Nach erfolgter Längs- und Quersegmentation ziehen sich die Chromatinfadenstücke gegen einen Punkt der Kernoberfläche hin zusammen (Synapsisstadium). 1500:1.

„ 7—8. Ausbildung der Mutterchromosomen in dem durch Contraction entstandenen dichten Fadenknäuel. 1500:1.

„ 9—12. Die Mutterchromosomen theilen sich im Stadium des lockern Knäuels in die Tochterchromosomen; an einzelnen derselben sind schon Spuren der zweiten Längsspaltung wahrzunehmen.

„ 13. Kern der Embryosackmutterzelle aus einem Samenanlagen-Querschnitt. Chromosomen unregelmässig ausgebildet; Trennung der Tochterchromosomen theilweise vollständig erfolgt.

„ 14 *a—f*. Verschiedene Stadien der Trennung der Tochterchromosomen vor der Einordnung in die Kernspindel. Andeutungen der zweiten Längsspaltung. 1500:1.

„ 15—16. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen in der Spindelfigur. 1500:1.

„ 17. Embryosackmutterzelle mit Kern im lockern Knäuel. Einziges Stadium, in welchem die Bildung einer Art Tapetenzelle erfolgt zu sein scheint. 750:1.

„ 18—21. Spaltung der Tochterchromosomen in die Enkelchromosomen vor dem Eintritt ins Diasterstadium. 1500:1.

„ 22. Die Enkelchromosomenpaare legen sich wieder an einander und die Tochterchromosomen vereinigen sich zu einem einheitlichen Chromatinfaden. Bildung der Zellplatte.

„ 23. Tochterkern mit Kernkörperchen und einzelnen Stücken des Chromatinfadens. In diesem sind noch zwei Reihen von stärker färbbaren Körnern wahrnehmbar. 1500:1.

„ 24. Während der heterotypischen Kerntheilung sind einige Tochterchromosomen nicht zur Vereinigung mit den andern zu den Tochterkernen gelangt und liegen in einer kleinen, abgegrenzten Plasmamasse. 750:1.

„ 25. Die zweite, homöotypische Kerntheilung ist erst in der obern der beiden Tochterzellen erfolgt. 750:1.

„ 26—28. Bildung von Zellplatte und Querwand zwischen den beiden Tochterkernen. 750:1.

„ 29—30. Kernfaden des Tochterkerns nach der neuen Längsspaltung der Chromatinbestandtheile desselben. Zwischen den beiden Reihen von Chromatinkugeln und -Scheiben ist eine hellere, noch ungetheilte Zone wahrnehmbar. 1500:1.

„ 31. Einzelne Fadenstücke nach der Quersegmentation; die Längshälften sind meistens nur noch an dem einen Ende mit einander verbunden. 1500:1.

Tafel II: Paris quadrifolia.

Fig. 33—35. Verkürzung der Tochterchromosomen; ihre Längshälften sind meistens an einem Ende vollständig verschmolzen. 1500:1.

Fig. 36—39. Tochterchromosomen der beiden Kerne im lockern Knäuel. Einzelne Chromosomen sind scheinbar U oder ringförmig, da die einen Enden ihrer Längshälften vollständig mit einander verschmolzen sind. 1500 : 1.

„ 40—41. Trennung der mehr oder weniger stäbchenförmigen Enkelchromosomen in der Kernspindel. 1500 : 1.

„ 42. Kernspindeln in den beiden Tochterzellen; die Aequatorialebenen stehen senkrecht zu einander. 1500 : 1.

„ 43. Die Enkelchromosomen rücken an den Spindelfasern durch Contraction derselben gegen die beiden Pole auseinander. 1500 : 1.

„ 44. Einzelne Chromosomen (zwei Enkelchromosomenpaare und zwei einzelne Enkelchromosomen) bleiben in der Aequatorialebene zurück. 1500 : 1.

„ 45. Enkelchromosomen im Diasterstadium; der eine Tochterstern vom Pol aus gesehen.

„ 46. Vereinigung der Enkelchromosomen in der Embryosackzelle (der untern Tochterzelle) zu den Tochterknäueln. Anlage einer Zellplatte, ohne dass indessen eine Zelltheilung nachfolgt. 1500 : 1.

„ 47. Zellplatte in der Embryosackzelle; in der obern Tochterzelle erfolgt nicht mehr eine normale Ausbildung der beiden Kerne. 750 : 1.

„ 48—50. Ausbildung der beiden Kerne der Embryosackzelle, Bildung der Kernkörperchen und des feinen Chromatinfadens. Wachsthum der Embryosackzelle und Beginn der Verdrängung der obern Tochterzelle. In einer derselben (Fig. 49) ist die Kerntheilung nur bis zur Bildung der Kernplatte erfolgt. 750 : 1.

„ 51. In der Embryosackzelle sind ausser den beiden grossen Kernen noch drei kleine entstanden, indem einzelne Enkelchromosomen nicht in die Bildung der neuen Kerne einbezogen wurden. 750: 1.

„ 52. Zwei Nucelluszellen, in welchen infolge abnormaler Kerntheilungen ausser dem grossen Kern auch noch drei kleinere Kugeln chromatischer Substanz in den Protoplasmafäden liegen.

„ 53. Das Protoplasma der Embryosackzelle erhält eine fädige Struktur; zwischen den verdichteten Protoplasmafäden, die von den Kernen auszustrahlen scheinen, bilden sich lange, schmale Vacuolen. 750 : 1.

„ 54—55. Auf die homöotypische Kerntheilung ist in einem Falle in der untern, im andern in der obern Tochterzelle noch eine Zelltheilung erfolgt. 750 : 1.

„ 56—58. Entwickelung der obern Tochterzelle ist während der Kerntheilung gehemmt worden. 750 : 1.

„ 59. Bildung einiger grösserer Vacuolen im Plasma zwischen den beiden Kernen der Embryosackzelle. 750 : 1.

„ 60—61. Wachsthum der Embryosackanlage; Bildung der grossen centralen Vacuole; Reduction der obern Tochterzelle. 750 : 1.

„ 62—64. Die zwei Kerntheilungen des dritten Theilungsschrittes (des zweiten in der Embryosackzelle). Die beiden Kerne der Embryosackzelle zeigen vor der Theilung keine Grössendifferenz, infolge dessen bei der Theilung auch die gleiche, reducirte Chromosomenzahl. Fig. 62 750 : 1; Fig. 63 und 64; 1500 : 1.

Tafel III: Paris quadrifolia.

Fig. 65. Kern am untern Ende des zweikernigen Embryosackes, Kernfaden in vielen engen Windungen unter der Kernmembran gelagert. Centraler grosser Nucleolus mit zahlreichen Vacuolen. 1500:1.

„ 66. Die 12 Chromosomen des unteren Kernes im zweikernigen Embryosacke. 1500:1.

„ 67. Die bereits gespaltenen und mit den freien Enden spreizenden Chromosomen stellen sich in der untern Kerntheilung der zweikernigen Embryosackanlage in die Spindelfigur ein. 1500:1.

„ 68. Die beiden Kerntheilungen finden in einer seitlichen Protoplasmaansammlung statt. 750:1.

„ 69—70. Je zwei Kerne am obern und untern Ende des Embryosackes. 750:1.

„ 71—72. Differenzirung des Kernfadens in den vier gleichmässig gewachsenen Kernen des Embryosackes. 750:1.

„ 73. Bildung des Chromatinfadens in denjenigen der vier Kerne, aus dessen Theilung Eikern und oberer Polkern hervorgehen. 1500:1.

„ 74. Kern aus dem vierkernigen Embryosack, der Eikern und obern Polkern zu bilden hat. Einzelne starkgebogene Chromosomen vor Auflösung der Kernmembran. 1500:1.

„ 75. Stücke eines noch einheitlichen Chromatinfadens aus demselben Kern (angeschnitten). 1500:1.

„ 76. Die Chromosomenknäuel am obern Ende des Embryosackes nach Auflösung der Kernmembranen. 1500:1.

„ 77. Chromosomenknäuel, aus welchem zwei Antipodenkerne entstehen. 1500:1.

„ 77*a*. Einstellung der Chromosomen in die Kernspindel; Kern, der Eikern und obern Polkern zu bilden hat. 1500:1.

„ 78. Schwesterkern des in Fig. 77*a* dargestellten Kernes vom obern Ende des Embryosackes. 1500:1.

„ 79. Spindelfigur, aus welcher durch Auseinanderweichen der Tochterchromosomen Eikern und oberer Polkern hervorgehen.

„ 80. Trennung der Tochterchromosomen in sechs (von den 12) Chromosomen der Kerntheilung, welche zwei Antipodenkerne liefert. 1500:1.

„ 81. Auseinanderweichen der Tochterchromosomen in derjenigen Kerntheilungsfigur, aus welcher unterer Polkern und ein Antipodenkern hervorgehen. 1500:1.

„ 82. Tochteraster mit 12 Chromosomen aus einer der beiden Kerntheilungen am untern Ende des Embryosackes. 1500:1.

„ 83. Die beiden Kerntheilungen am obern Ende der Embryosackzelle im Diasterstadium. Die Axen der beiden Kerntheilungsfiguren stehen senkrecht zu einander. Jeder der vier Kerne erhält 12 Chromosomen. 1500:1.

„ 84. Eine der beiden Kerntheilungen am untern Ende des in Fig. 83 zur Darstellung gebrachten Embryosackes. 1500:1.

„ 85. Eikern aus einer Gruppe von vier unmittelbar aus der Theilung hervorgegangenen Kernen am Scheitel des Embryosackes. 1500:1.

„ 86. Eikern oder oberer Polkern nach Bildung der Kernmembran und eines grossen Kernkörperchens. Chromatinfaden dünn ausgezogen; Auftreten der Lininsubstanz zwischen den einzelnen Chromatinkörnchen. 1500:1.

„ 87—89. Die vier Kerne am obern Ende des Embryosackes infolge der ver-

schiedenen Achsenstellungen der beiden Kerntheilungsfiguren verschieden gelagert. 750:1.

Fig. 90. Abtrennung des einen Kerns (Polkern) von den drei übrigen durch eine feine Linie im Protoplasma. 750:1.

„ 91—92. Lagen und Grössenverhältnisse der vier Kerne am Antipodialende des Embryosackes. 750:1.

„ 93. Differenzirung des untern Polkernes. 750:1.

„ 94. Antipoden als niedere Zellgruppe am untern Ende des Embryosackes.

„ 95. Die drei Antipodenkerne bleiben bei ausbleibender Zelldifferenzirung in einer gemeinschaftlichen vacuoligen Plasmamasse. 750:1.

„ 96. Antipodenzellen in Form der Zellen des Eiapparates.

„ 97. Die beiden Polkerne neben einander liegend.

„ 98—99. Der untere Polkern hat den obern erreicht und schiebt sich auf denselben hinauf.

Tafel IV: Paris quadrifolia.

Fig. 100. Eiapparat aus drei, vollständig mit Plasma erfüllten Zellen bestehend; Synergidenkerne grösser als der Eikern. 750 : 1.

„ 101. Synergiden, die eine mit schmaler, die andere mit breiter Basis inserirt. Am Scheitel kleine Vacuole, Plasma gegen die Insertionsstelle hin mit streifiger Struktur. 750 : 1.

„ 102. Eizelle seitlich inserirt mit grosser, grundständiger Vacuole. Polkerne an einander liegend, in einem breiten Plasmastrange, der an den Synergiden ansetzt. 750 : 1.

„ 103. Von den beiden Synergiden ist die eine schwach entwickelt, die andere hat Grösse und Form der Eizelle angenommen. 750 : 1.

„ 104. Der Pollenschlauch ist durch die Nucelluszellschichten in den Embryosack vorgedrungen und ist gestaut worden. Die beiden generativen Kerne haben sich verkürzt und gekrümmt. 750:1.

„ 105. Oberes Ende des Embryosackes mit typisch ausgebildetem Eiapparat und vereinigten Polkernen. Ein Pollenschlauch hat die vier Nucellusschichten über dem Scheitel des Embryosackes durchbrochen und einen Theil seines Plasmas und die beiden generativen Kerne in den Embryosack entleert. Der eine der beiden generativen Kerne wandert in der Eizelle zum Eikern, der andere durch die eine Synergide zu den Polkernen. 750 :1.

„ 106. Vereinigung eines Spermakernes mit dem Eikern. Im Spermakern, der dem Eikern an Grösse nur noch wenig nachsteht, hat sich ebenfalls ein Nucleolus gebildet. 750:1.

„ 107. Vereinigungsstadium von Ei- und Spermakern. 750 : 1.

„ 108. Durch Verschmelzung von Ei- und Spermakern ist ein grosser „Keimkern" mit zwei Kernkörperchen entstanden. 750 :1.

„ 109—110. Eizellen mit grossem Keimkern. Nach der Befruchtung nimmt der plasmatische Inhalt der Eizelle an färbbarer Substanz zu ; in den Keimkernen sind die beiden unvereinigten, häufig sogar noch neu hinzugekommene Nucleolen vorhanden. Die chromatische Substanz scheint die Form kleiner, dicht neben einander liegender Körnchen angenommen zu haben. 750 : 1.

Fig. 111. Knäuelstadium des Keimkerns; die einzelnen Chromosomen sind regellos im ganzen Kernraum angeordnet; eine Scheidung der aus Ei- und Spermakern hervorgegangenen kann nicht beobachtet werden. 1500:1.

„ 112. Chromosomen des Keimkerns in Kernspindel; es sind 18 Chromosomen genau wahrnehmbar. 1500 : 1.

„ 113. Diasterstadium der ersten Kerntheilung im jungen Embryo. 21 Tochterchromosomen vom einen Pol aus gesehen. 1500:1.

„ 114. Polkerne und Spermakern. Eine Verschmelzung der Polkerne erfolgt nicht, in jedem derselben differenzirt sich, hier noch vor dem Eintreffen des birnförmigen Spermakernes, ein selbständiger Chromatinfaden. 750:1.

„ 115—117. Verschiedene Verschmelzungsstadien der Polkerne und des Spermakernes aus den Antipodialpartien der Embryosäcke. 750:1.

„ 118—119. Entwickelungsstadien des „primären Endospermkernes“ bei ausbleibender Befruchtung. (Eine Befruchtung des Eikernes oder Eindringen des Pollenschlauches in die Mikropyle der Samenknospe konnte beobachtet werden.) 750 :1.

„ 120. Einer der beiden ersten Endospermkerne mit drei Nucleolen und zahlreichen, stark gebogenen, aber auffallend dünnen Chromatinfadenstücken. 750 : 1.

„ 121—123. Junge Embryonen nach der ersten Kerntheilung, der ersten Zelltheilung und der zweiten Kerntheilung. 750:1.

„ 124. Endospermzelle mit grossem centralem Kern, reichlichem Protoplasma und zahlreichen Stärkekörnern. 750 :1.

Tafel V: Trillium grandiflorum.

Fig. 125—133. Kerntheilungen in Zellen des Nucellus, der Integumente und des Funiculus junger Samenknospen. Fig. 125—126. Knäuelstadien aus acht sehr gut bestimmbaren, mannigfaltig gebogenen, noch ungespaltenen Chromosomen. Fig. 127. Längsspaltung von acht Chromosomen in der Aequatorialplatte. Fig. 128—129. Mutterchromosomen der Aequatorialplatte mit verschiedener Stellung der Tochterchromosomen. Fig. 130. Spindelfigur in **S**-Form in Anpassung an die Vacuolenstellung der Zelle. Fig. 131. Trennung der Tochterchromosomen. Fig. 132. Diasterstadium von der Seite. Fig. 132 *a* von dem einen Pole aus gesehen. 1500:1.

„ 133. Scheitelpartie einer jungen Samenanlage; Embryosackmutterzelle in der subepidermalen Zellschicht. Ihr Kern unterscheidet sich von denjenigen der Nucelluszellen noch nicht wesentlich. 750:1.

„ 134. Ausbildung eines Chromatinfadens im Kern der Embryosackmutterzelle. 1500:1.

„ 135. Die sechs längsgespaltenen Chromosomen im Kern der Embryosackmutterzelle während der Einordnung in die Aequatorialplatte. 1500:1.

„ 136—141. Die sechs längsgespaltenen Chromosomen eines Kerns im Stadium der Aequatorialplatte. 1500:1.

„ 142. Vollständige Trennung der Tochterchromosomen; Andeutung der zweiten Längsspaltung. 1500 :1.

„ 143. Vorbereitungen zur homöotypischen Theilung in der untern der beiden Tochterzellen. 750 :1.

Fig. 144. Kerntonne nach der homöotypischen Theilung in der Embryosackzelle; in der obern Tochterzelle ist keine Theilung mehr erfolgt. 750:1.

„ 145. Vacuolenbildung im zweikernigen Embryosack; die obere Tochterzelle mit ihren beiden Kernen ist bereits in Degeneration begriffen. 750:1.

„ 146. Vergrösserung der zwischen den beiden Kernen gelegenen Vacuolen. 750:1.

„ 147. Embryosack mit centraler Vacuole und Protoplasmaanhäufungen am obern und untern Ende. 750:1.

„ 148. Kerne der zweikernigen, stark gewachsenen Embryosackanlage im Knäuelstadium. 750:1.

„ 149. Unregelmässige Vacuolenbildung im zweikernigen Embryosack. 750:1.

„ 150. Ungewöhnlich lang gleichmässig erfolgte Entwickelung der beiden Tochterzellen. 750:1.

„ 151. Knäuelstadium der sechs Chromosomen des untern Kernes im zweikernigen Embryosack. 1500:1.

„ 152. Zwei Kerne am Ovarialende im Ruhestadium. 750:1.

„ 153. Die beiden Kerne am Ovarialende im Knäuelstadium. 750:1.

„ 154. Die zwei Kerne am Antipodialende im Stadium des lockern Knäuels nach Auflösung der Kernmembran. Jeder Knäuel zeigt sechs Chromosomen. 750:1.

„ 155. Die zwei andern Kerne desselben Embryosackes (Fig. 154) in demselben Stadium. 750:1.

„ 156—158. Knäuel von je sechs Chromosomen, aus welchen: aus Fig. 156 die beiden Synergidenkerne, aus Fig. 157 der untere Polkern und ein Antipodenkern, aus Fig. 158 Eikern und oberer Polkern hervorgehen. In Fig. 157 ist bereits die Längsspaltung deutlich wahrzunehmen. 1500:1.

Tafel VI: Trillium grandiflorum.

Fig. 159. Kern, durch dessen Theilung Eikern und oberer Polkern entstehen. Differenzirung eines einheitlichen Chromatinfadens oder dann von Stücken, die aus mehr als einem einzigen Chromosom bestehen. Kernkörperchen gross, schwach färbbar und mit einigen grossen Vacuolen. 1500:1.

„ 160. Alle vier Kerne des Embryosackes vor der letzten Theilung infolge unregelmässiger Vacuolenbildung am Scheitel des Embryosackes. 750:1.

„ 161—162. Die vier Kerne am obern Ende des Embryosackes in verschiedener Anordnung. 750:1.

„ 164. Die drei Kerne der Antipoden ohne Kernkörperchen am Grunde des Embryosackes. Eine Differenzirung von Antipodenzellen ist nicht erfolgt. Der untere Polkern beginnt seine Wanderung an das Ovarialende. 750:1.

„ 165. Die Kerne des achtkernigen Embryosackes sind regellos in den Plasmasträngen zwischen den zahlreichen Vacuolen zerstreut. Durch Fragmentation zweier derselben sind zwei überzählige entstanden. Die Kerne selbst enthalten grosse Vacuolen, was wohl einer starken Vermehrung des Kernsaftes zuzuschreiben ist. 750:1.

„ 166—168. Von den acht Kernen befinden sich sieben im obern, einer im untern Theile des Embryosackes. Um den untern Kern hat sich eine Antipodenzelle gebildet, die sich nachträglich noch einmal getheilt hat. Fig. 166 200:1; Fig. 167 u. 168 750:1.

Fig. 169. Eiapparat und Polkerne. Die beiden Synergiden sind mit breiter Basis am Scheitel des Embryosackes inserirt; ihr Plasma ist vacuolenfrei. Die Vereinigung der beiden Polkerne findet in unmittelbarer Nähe der Eizelle statt. Sie sind etwas grösser als der Eikern. 750:1.

„ 170. Eizelle mit sehr grosser Vacuole, Eikern viel kleiner als die Synergidenkerne und mit zwei Nucleolen. Die eine der beiden Synergiden zeigt Fadenstruktur des Plasmas gegen die Insertionsstelle hin. 750:1.

„ 171. Synergiden mit „Fadenapparat" im plasmaärmern basalen Theile der Zellen. 750:1.

„ 172. Der untere Polkern in einem gemeinschaftlichen Protoplasmastrange mit dem obern. (Unter vielen Präparaten sind nur wenige solche Stadien zu treffen; die Wanderung scheint demnach rasch zu erfolgen). 750:1.

„ 173. Polkerne neben einander gelagert. 750:1.

„ 174. Drei Polkerne; es sind nur zwei Antipodenkerne am Grunde verblieben; der Schwesterkern des untern Polkerns ist wie dieser selbst stark gewachsen und hat mit ihm die Wanderung an das Ovarialende ausgeführt. 750:1.

„ 175. Pollenschlauchende im Eiapparat. Von den beiden auffallend kleinen Spermakernen hat sich bereits der eine dem viel grössern Eikern angelegt. 750:1.

„ 176. Verschmelzungsstadium von Ei- und Spermakern.

„ 177—178. Polkerne und Spermakern. 750:1.

„ 179. Befruchtung von Eizelle und einer ähnlich ausgebildeten Synergide. 750:1.

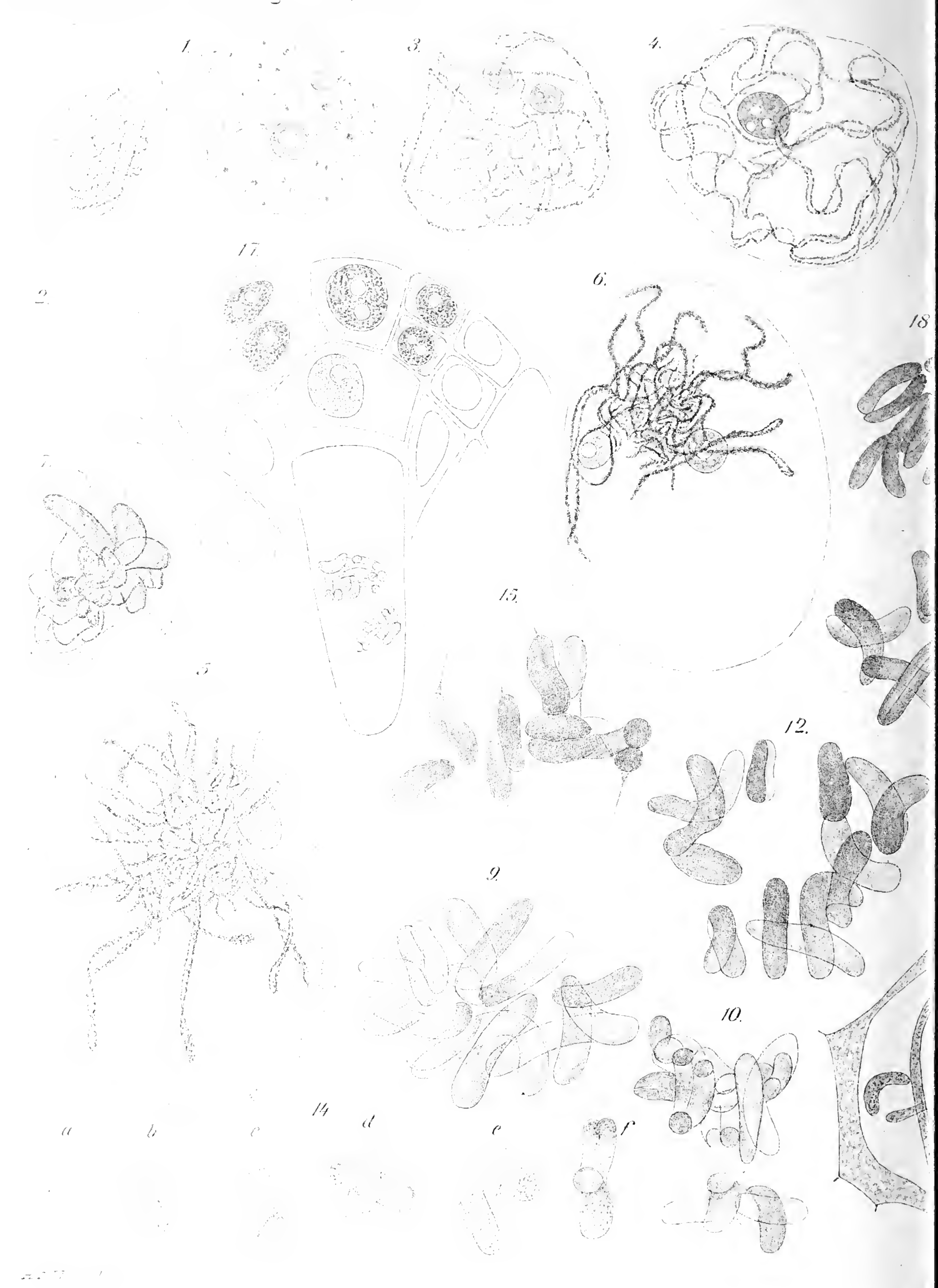
„ 180. Abplattung der vereinigten Ei- und Spermakerne; collabirte Synergidenzellen. 750:1.

„ 181. Das Copulationsprodukt der beiden Polkerne mit einem Spermakerne ist an das Antipodialende des Embryosackes hinabgewandert, wo sich um dasselbe eine grössere Protoplasmamenge angesammelt hat. Die drei Antipoden dieses Embryosackes sind sehr schön, ungefähr in der Form der Zellen des Eiapparates ausgebildet. 750:1.

„ 182. Vereinigungsprodukt von Polkernen und Spermakern. 750:1.

„ 183. Endospermkern nach der ersten Theilung. 750:1.

„ 184. Einige Chromosomen im Kernraume eines der beiden ersten Endospermkerne; grosser vacuoliger Nucleolus. 1500:1.


1.
3.
4.
17.
2.
6.
18
7.
15.
5
12.
9.
10.
a
b
c
14
d
e
f

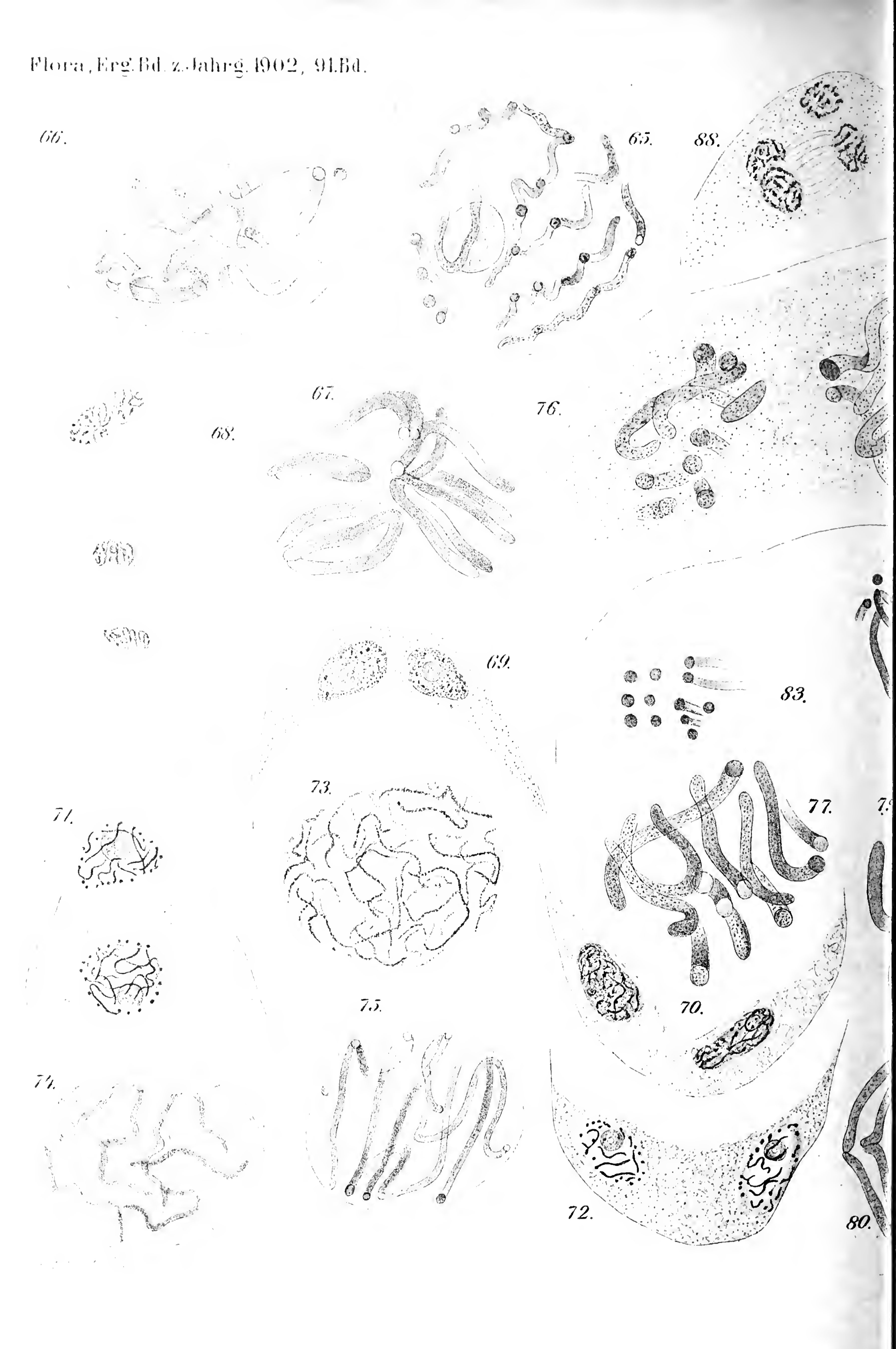

19.
20.
29.
22.
30.
16.
26.
27
11.
23.
24.
8.
21.
28.
25.
32.




33.
34.
35.
43.
36.
37.
38.
40.
45.
42.
39.
44.
46.
58.
47.

Taf. II.




66.
65.
88.
67.
68.
76.
69.
83.
73.
71.
77.
70.
75.
74.
72.
80.

Taf. III.

87. 90. 96.

91. 89. 97.

84. 92. 98.

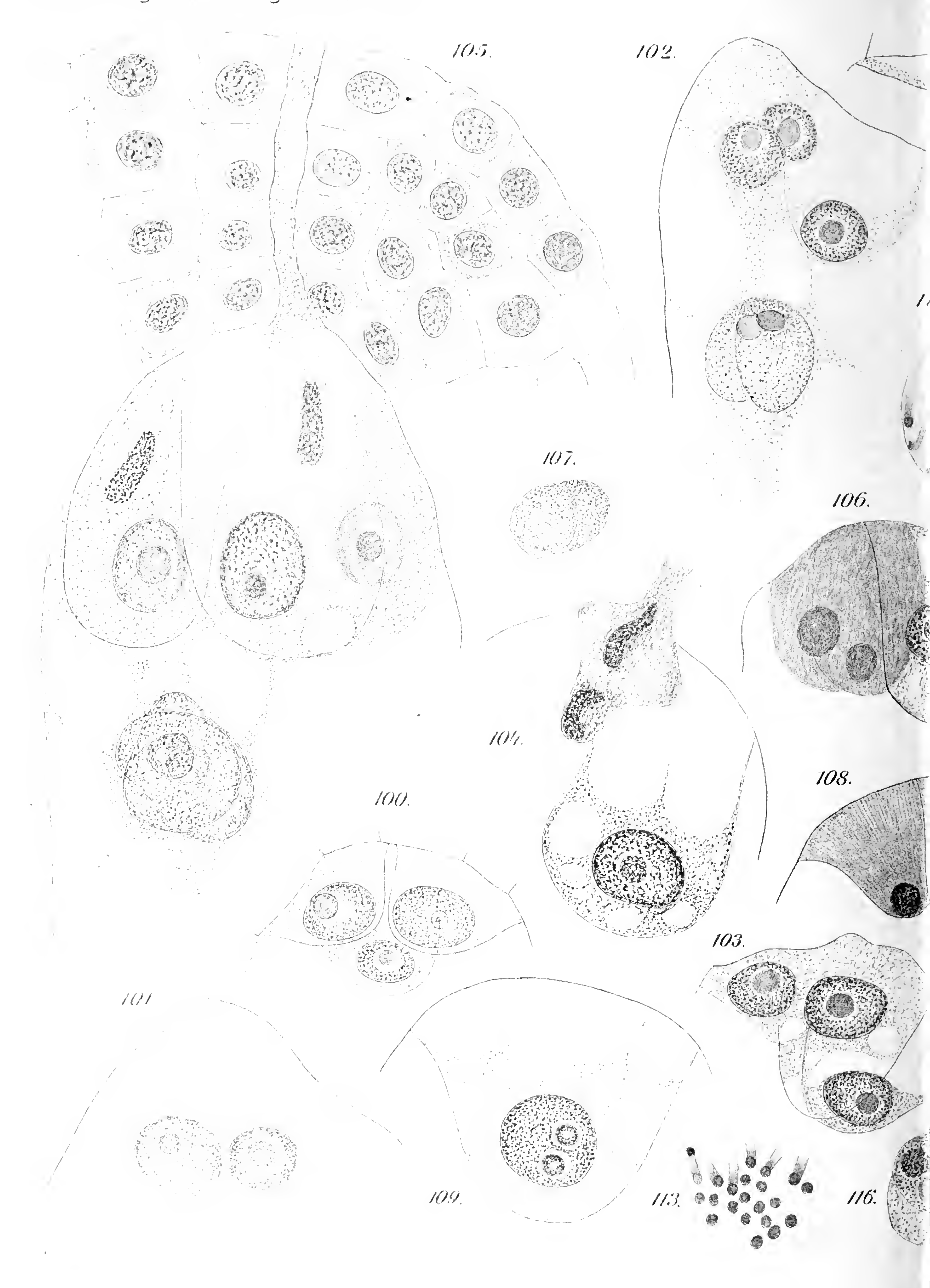
82. 93.

86.

81. 85. 95. 99.

77a.

78. 94.


105.
102.
107.
106.
104.
108.
100.
103.
101.
109.
113.
116.

Taf. IV.

110. 120. 114. 123.

115.

122.

112.

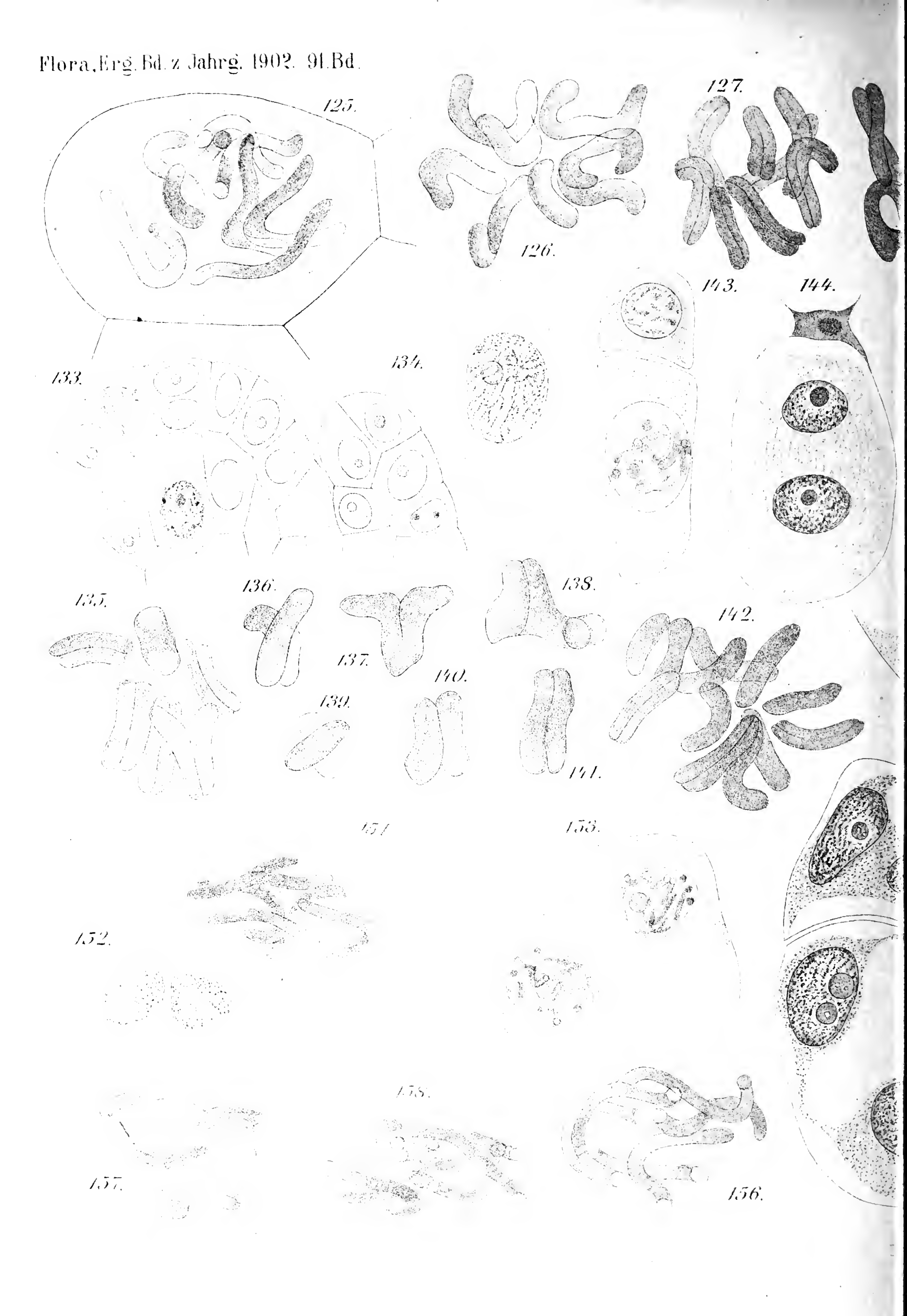
121.

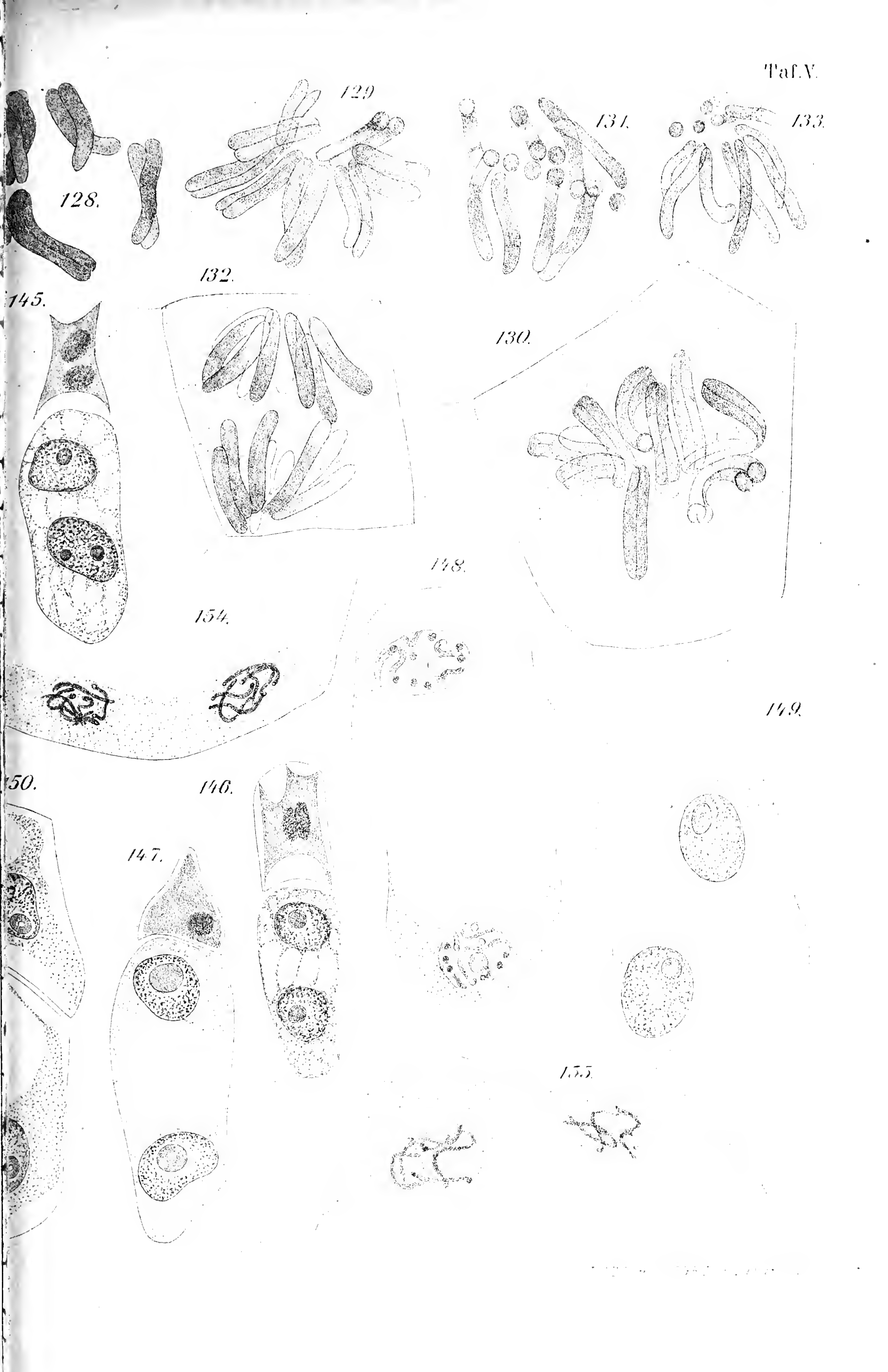
124.

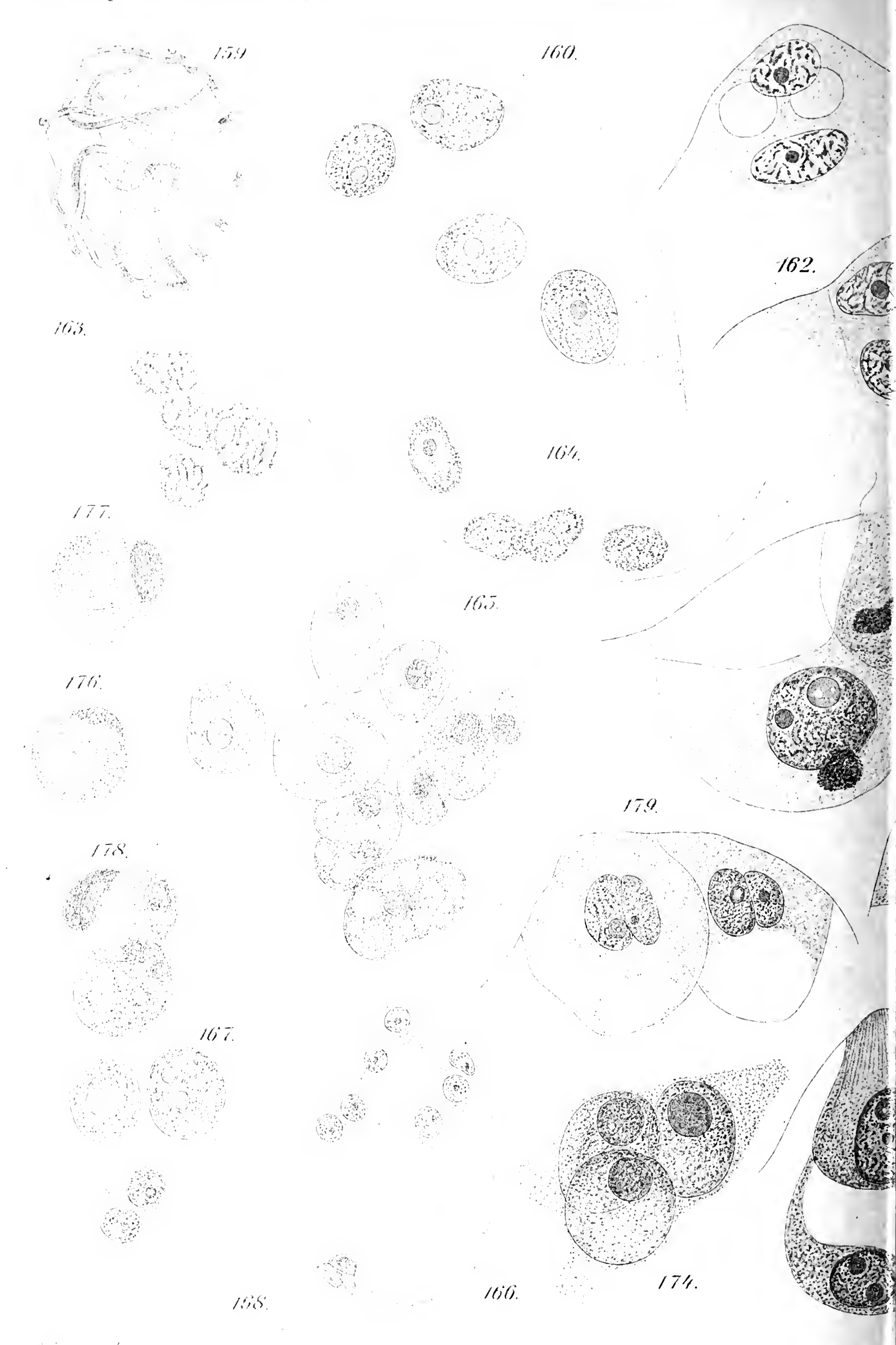
117.

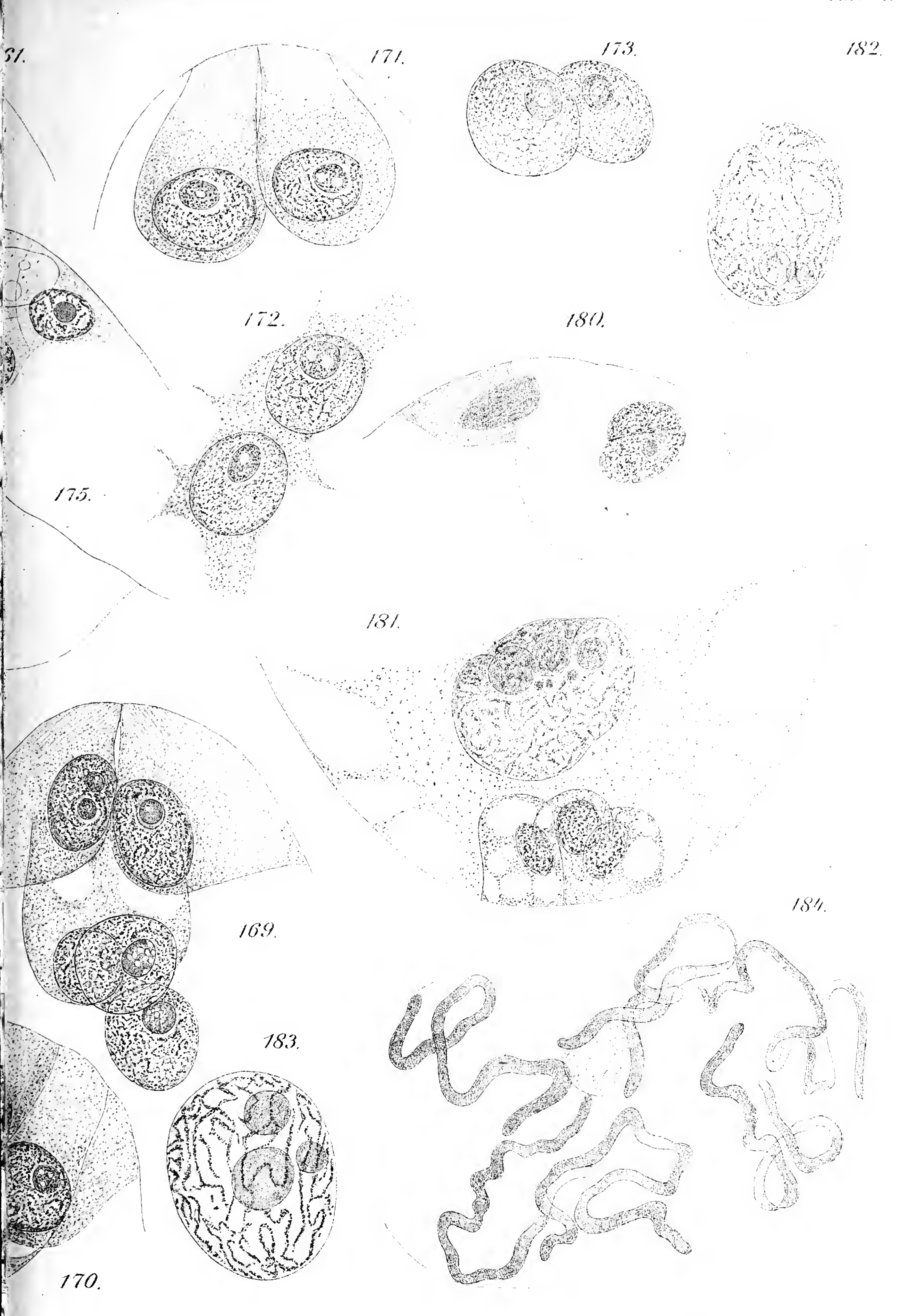
118.

119.


125.
126.
127.
143.
144.
133.
134.
135.
136.
137.
138.
139.
140.
141.
142.
151.
153.
152.
155.
157.
156.


Taf. V.
128.
129
131.
133.
132.
145.
130.
148.
154.
149.
150.
146.
147.
155.


159
160.
162.
163.
164.
177.
165.
176.
179.
178.
167.
174.
158.
166.



61.
171.
173.
182.
172.
180.
175.
181.
184.
169.
183.
170.

Ueber Zellinhalt, Befruchtung und Sporenbildung bei Dipodascus.

Von

H. O. Juel.

(Mit Tafel VII und VIII.)

Dipodascus albidus nannte Lagerheim einen merkwürdigen kleinen Pilz, den er in Ecuador im Saftfluss abgeschnittener *Puya*-Stengeln entdeckte und dann eine Zeit lang rein cultivirte, bis endlich die Culturen durch einen Unfall zu Grunde gerichtet wurden. Er beschrieb ausführlich die Morphologie des Pilzes, indem er ihn zu den Hemiasceen, als einzige bisher bekannte mit Geschlechtsorganen versehene Form dieser kleinen Gruppe stellte.[1])

Diesen Pilz habe ich in Schweden wiedergefunden. Ende Juni 1901 beobachtete ich in der Umgegend von Falun nach einigen starken Regen an Strünken von Birken, die während des Winters gefällt worden, eine Pilzvegetation, die im ausfliessenden Safte üppig gedieh. Der Hauptmasse nach bestand sie aus einem röthlichen *Fusarium* (Conidienform einer *Nectria*). In diesem Pilzrasen wuchs auch *Dipodascus* in grosser Menge und in den verschiedenen von Lagerheim beschriebenen Entwickelungsstadien. Die schwedischen Exemplare stimmen mit der Beschreibung Lagerheim's genau überein.

Durch diesen glücklichen Fund wurde es mir möglich, nicht nur den seltenen Pilz für das Museum zu conserviren, sondern auch neue Beiträge zur Kenntniss desselben zu liefern. Lagerheim hatte es in Quito an Mitteln gefehlt, die Kerne des Pilzes zu studiren, und eine cytologische Untersuchung desselben musste daher erwünscht sein.

Ich fixirte Stücke vom Pilzrasen in Merkel's Platinchlorid-Chromsäure-Gemisch während etwa 20 Stunden und führte sie nach dem Auswaschen theils in Alkohol, theils durch die Eindunstungsmethode in Glycerin über. Später habe ich im hiesigen botanischen Institute von diesem Materiale nach verschiedenen Methoden Präparate verfertigt. Das Glycerinmaterial wurde wieder in Wasser gebracht und theils mit Ehrlich's Hämatoxylin, theils mit Eisenhämatoxylin stark durchgefärbt. Um eine differenzirte Färbung zu erlangen, wurde dann das Hämatoxylinmaterial mit Alaunlösung, das Eisenhämatoxylinmaterial mit der gebräuchlichen Eisenlösung ein bischen entfärbt. Die in

1) Lagerheim, *Dipodascus albidus*, eine neue geschlechtliche Hemiascee. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 24, 1892.

dieser Weise behandelten, noch sehr intensiv blau, bezw. schwarz, gefärbten Pilzmassen wurden dann wieder in eine 10proc. Glycerinlösung und durch Abdunsten derselben in concentrirtes Glycerin gebracht. Sie wurden jetzt unter dem Präparirmikroskope mittels Nadeln fein zerlegt und endlich in ein Gemisch von gleichen Theilen Glycerin und krystallisirtes Phenol unter dem Deckglas eingeschlossen. Der Phenolzusatz dient dazu, das Brechungsvermögen des Glycerins zu erhöhen. Ich versuchte auch eine andere Methode, indem ich das gefärbte Material zuerst allmählich in Alkohol überführte und dann in eine Lösung, die aus 10 Theilen venetianischem Terpentin, 10 Theilen gewöhnlichem Terpentin und 80 Theilen Alkohol bestand. Aus dieser Lösung wurde dann der Alkohol im Chlorcalciumexsiccator entfernt. Im Terpentingemisch gelingt das Zerzupfen der Pilzmasse weit besser als in reinem venetianischen Terpentin. Die Hyphen werden zwar leichter zerbrochen als im Glycerin, aber sie erhalten sonst ihre Structur in der vorzüglichsten Weise. Leider wurden sie aber bei dieser Behandlung stark entfärbt, und ich hatte daher von diesen Präparaten wenig Nutzen.

Die durchgefärbten Präparate sind indessen zur Untersuchung der jüngeren Entwickelungsstadien wenig geeignet, weil sie sehr plasmareich und daher ziemlich undurchsichtig sind, so dass die Kerne nicht deutlich genug hervortreten. Diese Stadien mussten daher an Mikrotomschnitten von in Paraffin eingebettetem Material ausgeführt werden. Zur Färbung der Schnitte bediente ich mich meist der Safranin-Gentiana-Orange-Methode.

Ich will schon hier bemerken, dass ich in meinen Präparaten immer nur ruhende Kerne, nie aber Stadien von Kerntheilungen oder Kernverschmelzungen wahrgenommen habe. Ich kann mir dies nur dadurch erklären, dass diese Vorgänge wahrscheinlich periodisch auftreten und zwar zu einer anderen Tageszeit, als ich die Präparation vornahm, vielleicht während der Nacht. Ich kann also in meiner Darstellung der Entwickelungsgeschichte nur auf indirectem Wege auf das Auftreten solcher Vorgänge schliessen.

Die Mycelfäden von *Dipodascus* sind ungefähr 8—10 μ dick und durch Querwände in Zellen von sehr wechselnder Länge getheilt. Das Cytoplasma scheint in den Zellen vorwiegend an den Wänden zu liegen. Jede Zelle enthält mehrere Zellkerne, deren Durchmesser nur etwa 2 μ beträgt (Fig. 1 Taf. VII).

Die Geschlechtsorgane erscheinen zuerst als kurze Auswüchse an den sie tragenden Zellen (Fig. 1). Sie sind von einem dichten Cyto-

plasma erfüllt und in diesem liegen mehrere Kerne. Sie wachsen dann zu und begegnen sich durch kurze, schief gerichtete Fortsätze. Zu dieser Zeit werden sie durch Querwände von den tragenden Zellen abgetrennt (Fig. 2 und 3). Beide Geschlechtszellen sind einander noch ziemlich gleich, so dass es sich noch nicht sicher entscheiden lässt, welches männlich und welches weiblich ist. Jede der Zellen enthält jetzt eine wandständige Plasmaschicht und eine centrale Plasmaanhäufung. Die Kerne, deren Anzahl sich auf 10—12 in jeder Zelle beläuft, liegen zum grössten Theil in der centralen Plasmamasse. Welche unter ihnen die geschlechtlich differenzirten sind, ist nicht zu unterscheiden.

Nachdem die Scheidewand zwischen den beiden Geschlechtszellen aufgelöst worden ist, tritt der Geschlechtsunterschied hervor, indem die weibliche Zelle, das Karpogon, am Scheitel auszuwachsen anfängt, während die männliche Zelle, das Pollinod, nicht mehr an Grösse zunimmt.[1])

Es wandern jetzt Kerne aus dem Pollinod in das Karpogon hinein. In einigen Fällen fand ich Kerne im Copulationskanal, wie z. B. in Fig. 4. Später fand ich in den meisten Fällen im Karpogon einen Kern, der sich sowohl durch seine Grösse als durch sein grosses Kernkörperchen auszeichnete (Fig. 6 und 7). Das plötzliche Auftreten eines solchen grossen Kerns gleich nach dem Herstellen einer offenen Verbindung zwischen den Geschlechtszellen deutet entschieden darauf hin, dass er durch eine Fusion eines aus dem Pollinod stammenden Kernes mit einem Karpogonkern entstanden ist.[2])

Der grosse Kern, den ich den Fusionskern nennen will, befindet sich öfters im Karpogon, aber in ein paar Fällen fand ich ihn im Copulationskanal (Fig. 5), wo die Kernverschmelzung ohne Zweifel stattgefunden hatte. Jedenfalls wandert er dann in das Carpogon hinein, wo er noch einige Zeit unverändert bleiben kann, während der Sporenschlauch auswächst (Fig. 7). Aber früher oder später dürfte er dann sich theilen. Fig. 8 Taf. VII und Fig. 9 Taf. VIII zeigen junge Sporen-

1) Ich nenne Pollinodien und Karpogonien solche Geschlechtsorgane, die keine individualisirten oder begrenzten Geschlechtskörper (Spermatozoen, Eier) erzeugen. Das Wort Pollinod rührt von De Bary her (Beitr. z. Morph. u. Phys. der Pilze. III, S. 31), welcher damit die das muthmaassliche männliche Organ darstellende Hyphe bei den Ascomyceten bezeichnete.

2) Es könnte auch sein, dass mehr als zwei Kerne am Aufbau des grossen Kerns betheiligt sind. Weil aber ein solcher sexueller Vorgang sonst bei keiner Pflanze sicher festgestellt worden ist, und daher weniger wahrscheinlich erscheinen muss, sehe ich einstweilen von dieser Möglichkeit ab.

schläuche, die je zwei grössere Kerne enthalten. Ausserdem enthält der Sporenschlauch jetzt mehrere kleine Kerne, die sowohl aus dem Karpogon als aus dem Pollinod eingewandert sind, und die ich als vegetative Kerne bezeichnen will. Die Tochterkerne des Fusionskerns dürften während der folgenden Entwickelung successive Theilungen erleiden, und da die Kerne bei jeder Theilung an Grösse abnehmen, so sind bald die Abkömmlinge des Fusionskerns nicht mehr von den vegetativen Kernen zu erkennen (Fig. 10 Taf. VIII). Vielleicht theilen sich auch diese, aber jedenfalls nicht ausgiebig.

Ein beinahe ausgewachsener Sporenschlauch ist in seinem oberen Theil, etwa zu zwei Drittel, von einem ziemlich dichten Zellinhalt erfüllt, während der untere Theil sammt dem Karpogon und dem Pollinod nur noch ein spärliches und dünnes Wandplasma mit einigen Kernen enthält. Im oberen, fertilen, Theil zeigt das Cytoplasma eine netzförmige Anordnung mit der Länge nach gedehnten Maschen, wodurch besonders das Wandplasma ein streifiges Aussehen bekommt. Im Plasma liegen jetzt sehr zahlreiche Kerne, alle von annähernd derselben Grösse und auch sonst unter einander gleich. Ein solches Bild zeigt uns Fig. 11 (in dem abgebildeten Schlauche waren sowohl Kerne als Plasma recht dunkel und diffus gefärbt, so dass keine Nucleolen in den Kernen zu sehen waren).

Wenn die Spitze des Sporenschlauches sich zum charakteristischen Entleerungshals auszubilden anfängt, tritt die Sporenbildung ein. Wie diese eigentlich vor sich geht, konnte ich nicht eruiren. Im Cytoplasma, das jetzt weniger dicht erscheint als vorher, liegen zweierlei Körper (Fig. 12). Die einen, die sehr zahlreich sind, erscheinen als kugelförmige Körper von der Grösse der Kerne im vorhergehenden Entwickelungsstadium (vgl. Fig. 11), aber sie sind aus einer völlig homogenen Substanz gebildet und färben sich nur schwach. Die anderen, weniger zahlreichen Körper sind deutliche Kerne mit stark tingirten Nucleolen. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die letzteren die vegetativen Kerne sind, während die ersteren, die homogenen Körper, aus den Abkömmlingen des Fusionskernes entstanden sind. Die Natur dieser Körper scheint mir zweifelhaft. Einerseits scheinen sie in ihrem Auftreten, sowie in ihrer Grösse den Kernen des vorigen Stadiums zu entsprechen, aber andererseits deutet ihr ganzes Aussehen darauf hin, dass sie mit den jungen Sporen der folgenden Stadien identisch sind. Auch scheint das Aussehen des jetzt deutlich inhaltsärmer gewordenen Cytoplasmas dafür zu sprechen, dass ein Theil desselben durch freie Zellbildung in diese Körper

abgelagert worden ist, dass dieselben also nicht Kerne, sondern Zellen sind.

Der nicht viel ältere, in Fig. 13 abgebildete Sporenschlauch enthält sicher junge Sporen. Auch hier sind es homogene Körper, die sich diffus und schwach färben. Viele sind nicht ganz rund, sondern fangen an ellipsoidisch zu werden. Ausser diesen Sporen enthält der Sporenschlauch noch ein ziemlich reducirtes Cytoplasma, sowie hie und da vegetative Kerne, die aber schon ihre Structur verloren haben und nur als intensiver gefärbte Massen erscheinen.

Ein reifer Sporenschlauch (Fig. 14 und 15) enthält eine dichte Masse von Sporen, die jetzt grösser und ausgeprägt ellipsoidisch geworden sind. Ihre Membranen sind in ihrer äusseren Schicht gelatinös, und durch den gegenseitigen Druck erscheint die äussere Begrenzung der Sporen oft polygonal. Reste vom Cytoplasma sind hauptsächlich nur an der Wandung des Schlauches zu sehen, im Innern ist die Zwischensubstanz durch den Druck der heranwachsenden und quellenden Sporen zerstört worden. Die vegetativen Kerne sind noch nicht ganz aufgelöst (sie treten an Fig. 15 zu scharf und zu schwarz hervor). Im untern, leeren Theil des Schlauches ist das Plasma noch als dünne, wandständige Streifen vorhanden, und im Pollinod und im Carpogon erblickt man auch Plasmareste mit Spuren von vegetativen Kernen (Fig. 14). Der Zellinhalt der Sporen ist jetzt nicht mehr so homogen wie früher. In mehreren Sporen ist ein kleiner, allerdings ziemlich undeutlicher Zellkern zu sehen. Aeltere Sporen enthalten immer je einen, deutlich hervortretenden, aber sehr kleinen Kern.

Die Resultate meiner Untersuchung können in folgenden Punkten zusammengefasst werden.

1. Die Geschlechtsorgane von *Dipodascus* enthalten mehrere Kerne. Die geschlechtlichen Kerne unterscheiden sich nicht von den vegetativen.

2. Nach der Copulation der Geschlechtsorgane tritt im Carpogon ein grosser Kern auf, der wahrscheinlich durch die Fusion eines aus dem Pollinod eingewanderten Kernes mit einem der Carpogonkerne entstanden ist.

3. Der Sporenschlauch enthält eine grosse Anzahl von Kernen. Zum grösseren Theil sind diese durch Theilungen des Fusionskerns entstanden, den übrigen Theil bilden vegetative, aus den Geschlechtsorganen eingewanderte Kerne.

4. Die Sporen werden durch freie Zellbildung, wahrscheinlich um

die vom Fusionskern abstammenden Kerne, angelegt. Nach der Sporenbildung bleibt im Sporenschlauch sowohl Cytoplasma als eine Anzahl vegetativer Kerne übrig.

Ich will an diese Ergebnisse einige Bemerkungen anknüpfen über die Beziehungen der Gattung *Dipodascus* zu den Hemiasceen, den Phycomyceten und den Ascomyceten.

Unter den Hemiasceen sind nur die Gattungen *Ascoidea,*[1]) *Protomyces*[2]) und *Taphridium*[3]) cytologisch untersucht worden. Diese Gattungen stimmen mit *Dipodascus* darin überein, dass sie ein septirtes Mycel mit vielkernigen Zellen besitzen, und dass die Sporen durch freie Zellbildung angelegt werden. Sie unterscheiden sich aber von *Dipodascus* erstens durch das Fehlen der Sexualität und dann durch den Umstand, dass in ihren Sporangien alle Kerne zur Sporenbildung verwendet werden.[4])

Wenngleich die Gattung *Dipodascus* zu den Hemiasceen gehört, so ist doch eine Verwandtschaft mit irgend einer Gruppe der Phycomyceten nicht dadurch ausgeschlossen. Ein Phycomyceten-ähnlicher Zug ist bei *Dipodascus* das Fehlen der Querwände im ganzen Complex des Fortpflanzungsapparates. Septirte Hyphen können übrigens auch bei Phycomyceten vorkommen. Es sind z. B. die Sporangienträger bei *Piptocephalis,* die rhizoidenartigen Hyphen am Grunde des Sporangienträgers bei *Syncephalis* und bei verschiedenen Entomophthoreen die Hyphen des Mycels septirt. In dieser Hinsicht gibt es also Uebergänge zwischen dem Phycomyceten- und dem „Mycomyceten"-Typus. Ein zweites Merkmal, wodurch diese beiden Typen sich von einander unterscheiden, liegt in der Art der Sporenbildung.[5]) Die Phycomyceten bilden ihre Sporen durch Spaltung des ganzen Sporangiuminhaltes, die Ascomyceten, sowie die bisher in dieser Beziehung geprüften Hemiasceen,[6]) durch freie Zellbildung. Indessen kann auch bei gewissen Phycomyceten ein der freien Zellbildung ähnlicher Vorgang

---

1) Popta, Beitrag zur Kenntniss der Hemiasci. Flora Bd. 86, 1899.

2) Sappin-Trouffy, Note sur la place du *Protomyces macrosporus* dans la classification. Le Botaniste, sér. 5, 1897. — Popta, a. a. O.

3) Juel, Taphridium Lagerh. et Juel, eine neue Gattung der Protomycetaceen. Bihang till Svenska Vet.-Akad. Handl., Bd. 27, Afd. III, 1902.

4) Popta behauptet, dass bei *Protomyces* die Sporangien auch sterile Kerne enthalten (a. a. O., S. 24), aber bei der mit *Protomyces* nahe verwandten Gattung *Taphridium* ist dies sicher nicht der Fall.

5) Vgl. Harper, Cell-division in Sporangia and Asci. Ann. of Bot., 13, 1899.

6) Vgl. meinen Aufsatz über *Taphridium,* S. 23.

aufgewiesen werden, zwar nicht in den Sporangien, aber in den Oogonien der Peronosporeen. Bei diesen Pilzen wird eine Tochterzelle, d. h. das ein- oder mehrkernige Ei, aus dem Protoplasma der Mutterzelle, des Oogons, herausgeschnitten, so dass sie ringsum vom Plasma der Mutterzelle umgeben bleibt, ein Vorgang, der mit der freien Zellbildung im Ascus principiell übereinstimmt. Ich glaube daher nicht, dass die Kluft zwischen den Phycomyceten und den Ascomyceten so unübersteigbar ist, als es aus Harper's Untersuchungen über Zelltheilungen in Sporangien und Ascen hervorzugehen scheint.

Unter den Phycomyceten scheint mir auch der Peronosporeentypus derjenige zu sein, mit dem *Dipodascus* sich am besten vergleichen lässt. Das männliche Organ der Peronosporeen ist, wie bei *Dipodascus,* ein Pollinod, und am grössten wird die Aehnlichkeit bei *Cystopus candidus*[1]), *Pythium de Baryanum*[2]) oder *Peronospora parasitica*[3]), bei welchen das Pollinod mehrere vegetative, aber nur einen männlichen Kern enthält. Das weibliche Organ dieser Arten ist dagegen kein Carpogon, wie bei *Dipodascus*, sondern ein Oogon, das ein einkerniges, besonders nach der Befruchtung scharf umgrenztes Ei enthält. Aber eine Aehnlichkeit mit *Dipodascus* besteht darin, dass dieses Oogon ausser dem Eikern auch mehrere vegetative Kerne besitzt. Diese werden vom Eikern abgetrennt und um diesen findet freie Zellbildung statt. Bei *Dipodascus* tritt eine solche Absonderung der vegetativen Kerne von den fruktifikativen nie ein, und eine freie Zellbildung findet erst in einem weit späteren Entwickelungsstadium, bei der Sporenbildung, statt.

Unter den Ascomyceten zeigt *Eremascus* durch die Einfachheit seiner Entwickelung die grösste Aehnlichkeit mit *Dipodascus,* wie schon Lagerheim hervorgehoben hat (a. a. O., S. 16). Auch bei *Eremascus* wächst der Zygot gleich nach der Copulation zum Sporenschlauch aus.[4]) Hier mangelt aber die Geschlechtsdifferenz, indem die copulirenden Zellen in gleichem Maasse am Aufbau des Sporenschlauches betheiligt sind. Leider sind bei dieser Gattung die inneren Vorgänge bei der Copulation und der Sporenbildung unbekannt.

1) Wager, On the structure and reproduction of *Cystopus candidus* Lév. Ann. of Bot., 10, 1896. — Davis, The fertilization of *Albugo candida.* Bot. Gaz., 29, 1900. — Stevens, Gametogenesis and fertilization in *Albugo.* Bot. Gaz., 32, 1901.

2) Miyake, The fertilization of *Pythium de Baryanum.* Ann. of Bot., 15, 1901.

3) Wager, On the fertilization of *Peronospora parasitica.* Ann. of Bot., 14, 1900.

4) Eidam, Zur Kenntniss der Entwickelung bei den Ascomyceten. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., 3, 1883.

Diejenigen anderen Ascomyceten, bei welchen Sexualorgane sicher nachgewiesen sind, also vor Allem die von Harper cytologisch untersuchten Erysipheengattungen [1]) und *Pyronema* [2]) stimmen ja mit *Dipodascus* in einigen wichtigen Punkten überein. Ihre Geschlechtsorgane sind, wie bei *Dipodascus*, Pollinodien und Carpogonien; auf den Geschlechtsakt folgt die Bildung von Sporenschläuchen und die Sporen entstehen durch freie Zellbildung.

Es gibt aber auch wichtige Unterschiede. Bei den Ascomyceten wächst das befruchtete Karpogon zu einer Zellreihe aus, in der eine Zelle zum Ascus wird (*Sphaerotheca*), oder askogene Hyphen hervorsprossen lässt (*Erysiphe*), oder aber askogene Hyphen wachsen nach der Befruchtung direct aus dem Carpogon hervor (*Pyronema*). Diese zwischen Befruchtung und Sporenbildung eingeschaltete Entwickelungsperiode, in welcher mehrzellige askogene Hyphen gebildet werden, fehlt bei *Dipodascus*. Und ebenso verschieden sind die Vorgänge in den einzelnen Sporenschläuchen. Bei den Ascomyceten geht der Sporenbildung im Ascus die bekannte Dangeard'sche Kernfusion vorher. Bei *Dipodascus* gibt es keinen entsprechenden Vorgang, denn die Kernverschmelzung im Carpogon dieser Gattung entspricht offenbar der sexuellen Kernfusion im Carpogon der Ascomyceten, nicht den in den Asken nachträglich stattfindenden Kernfusionen.

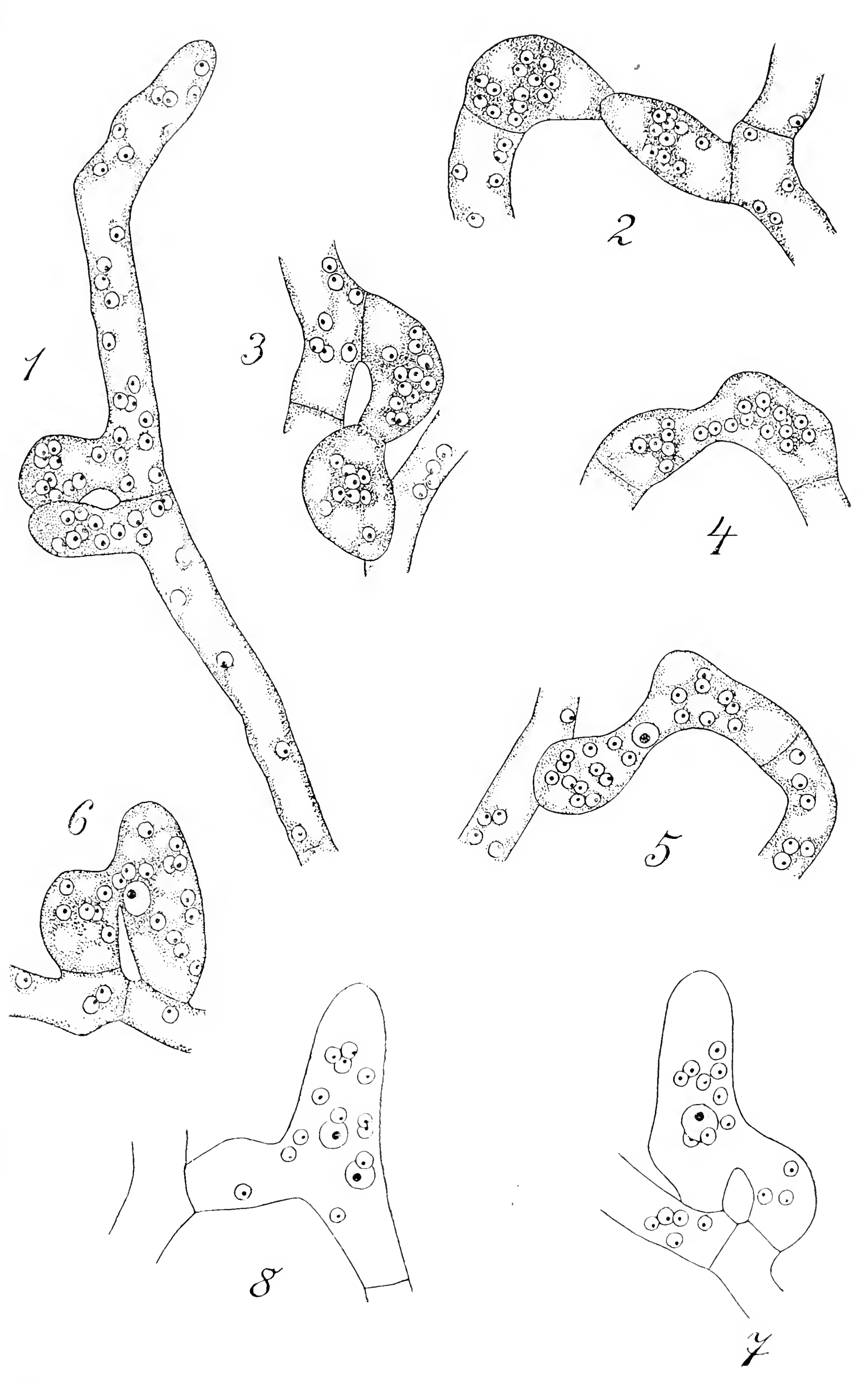
Der Sporenschlauch von *Dipodascus* kann demgemäss nicht mit einem einzelnen Ascus homolog sein. Er entspricht vielmehr dem ganzen Zellkomplex, der aus dem befruchteten Carpogon eines Ascomyceten entwickelt wird, also im Grunde einer ganzen Ascusfrucht. In Vergleich mit dieser Gruppe nimmt *Dipodascus* eine weit niedrigere Stufe in der phylogenetischen Entwickelungsreihe ein. Diese Gattung scheint zwischen den Phycomyceten und den Ascomyceten eine intermediäre Stellung einzunehmen; nach beiden Seiten hin können Homologieen nachgewiesen werden, aber ihre Verwandtschaft kann mit jenen beiden Gruppen nur sehr entfernt sein.

Upsala, den 20. April 1902.

---

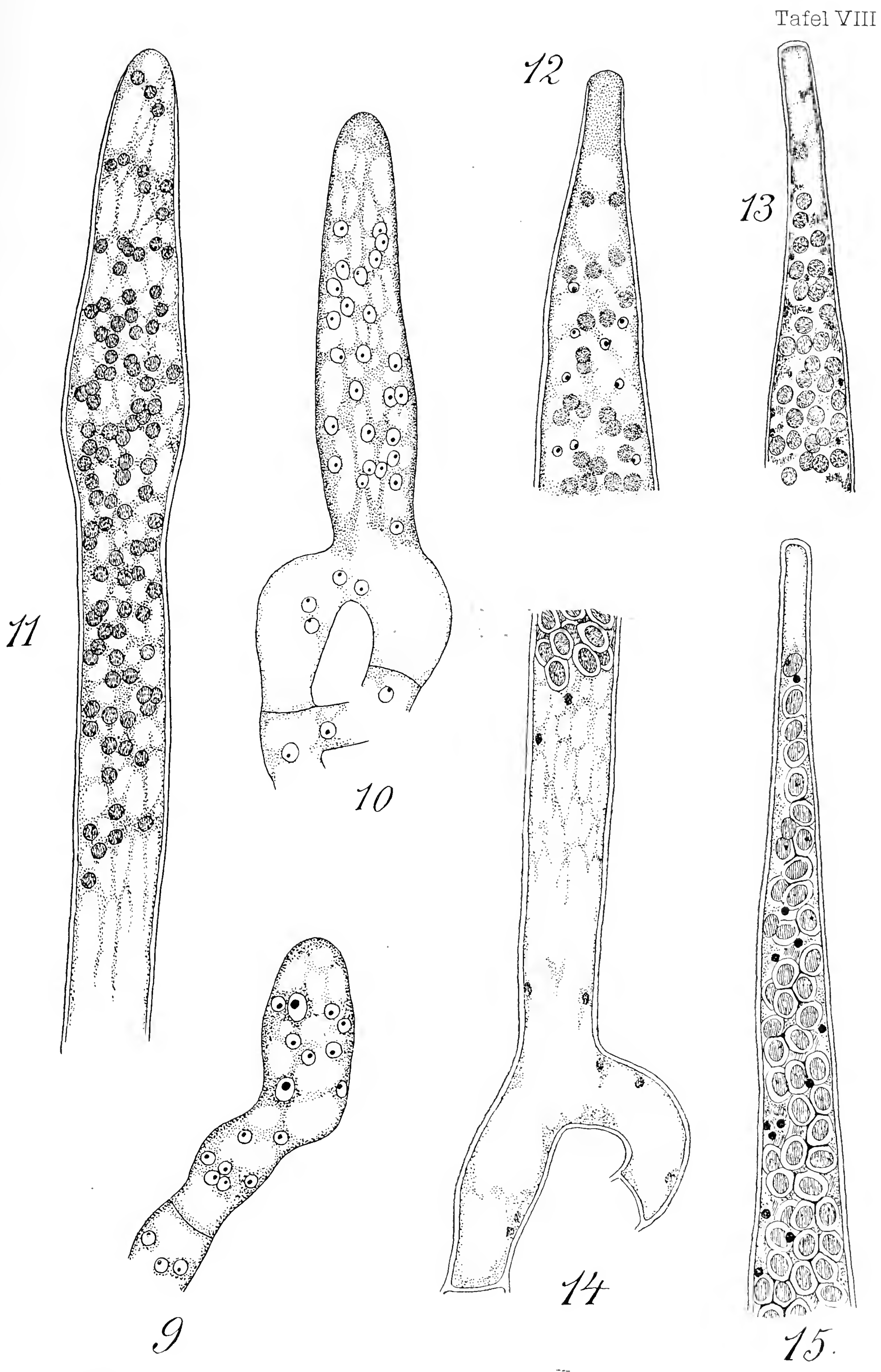
1) Harper, Die Entwicklung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei*. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 13, 1895. — Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwickelung einiger Ascomyceten. Jahrb. f. wissensch. Bot., 29, 1896.

2) Harper, Sexual reproduction in *Pyronema confluens* and the morphology of the ascocarp. Ann. of bot., 14, 1900.



O. Juel del.

Tafel VIII



O. Juel del.

Erklärung der Tafeln.

Sämmtliche Figuren mit Camera lucida gezeichnet, bei Anwendung von Seibert's homog. Imm. $^1/_{12}$ und Oc. III. Vergrösserung 1350.

Taf. VII.

Alle Bilder nach Mikrotomschnitten.

Fig. 1. *Dipodascus*-Hyphe mit einem Paare von jungen Geschlechtsorganen, die noch nicht durch Wände abgegrenzt sind.

„ 2. Ein Paar von Geschlechtsorganen, von der Mutterhyphe durch Querwände abgegrenzt und mit ihren Spitzen verwachsen.

„ 3. Dasselbe. Die trennende Wandpartie scheint in Auflösung begriffen zu sein.

„ 4. Pollinod (links) und Carpogon (rechts) in offener Communication mit einander. Im Copulationskanal zwei Kerne, von denen der eine, oder vielleicht beide, aus dem Pollinod ausgewandert sind.

„ 5. Eine Kernfusion hat stattgefunden und der grosse Fusionskern liegt noch mitten im Copulationskanal.

„ 6. Das Carpogon, in welchem der Fusionskern zu sehen ist, verlängert sich am Scheitel zur Bildung des Sporenschlauches.

„ 7. Dasselbe, ein bischen späteres Stadium.

„ 8. Im auswachsenden Sporenschlauch liegen mehrere kleine Kerne, die aus den Geschlechtszellen eingewandert sind, und zwei grosse Kerne, wahrscheinlich Tochterkerne des Fusionskerns.

Taf. VIII.

Figg. 9 u. 10 nach Mikrotomschnitten, die übrigen Bilder nach durchfärbtem Material.

Fig. 9. Junger Sporenschlauch mit zwei grösseren Kernen, wahrscheinlich Tochterkernen des Fusionskerns. Unten links das Pollinod, das Carpogon ist weggeschnitten.

„ 10. Etwas älterer Sporenschlauch mit zahlreichen Kernen, die vegetativen sind von den Abkömmlingen des Fusionskernes nicht mehr zu unterscheiden.

„ 11. Oberer Theil eines fast ausgewachsenen Sporenschlauchs. Zahlreiche, unter sich gleiche, Kerne im netzigen Cytoplasma.

„ 12. Spitze eines ausgewachsenen Sporenschlauchs zur Zeit der Sporenbildung. Junge Sporen (oder sporogene Kerne?) diffus gefärbt und homogen; vegetative Kerne mit deutlichen Kernkörperchen (die Contouren dieser Kerne treten im Bilde zu scharf hervor).

„ 13. Spitze eines fast reifen Sporenschlauchs, mit jungen, diffus gefärbten Sporen gefüllt. Die dunkleren Flecke im Cytoplasma des Schlauchs stellen die in Desorganisation gerathenen vegetativen Kerne vor.

„ 14. Geschlechtsapparat und basaler Theil eines reifen Sporenschlauchs, mit Resten von Cytoplasma und vegetativen Kernen.

„ 15. Terminaler Theil eines reifen Sporenschlauchs. Die Sporen, in denen hie und da kleine Kerne sichtbar sind, haben gelatinöse Hüllen bekommen. Die schwarzen Flecke (die am Bilde viel zu scharf hervortreten) bezeichnen die Reste der vegetativen Kerne.

Untersuchungen über die Entwickelung der Inflorescenz und der Blüthen, sowie über die angewachsenen Achselsprosse von Symphytum officinale.

Von

Franz Muth.

(Hierzu Tafel IX—XV.)

Von jeher haben die eigenthümlichen Inflorescenzverhältnisse der Borraginaceen die Aufmerksamkeit und die wissenschaftliche Thätigkeit der Botaniker auf sich gelenkt. Der Blüthenstand dieser Familie, von Schumann Borragoid[1]) genannt, sowie die angewachsenen Achselsprosse sind oft und viel Gegenstand der Untersuchung gewesen, ohne dass indes eine einheitliche Lösung der betreffenden Fragen bisher erzielt worden wäre. Auch Goebel[2]) betont in seiner Kritik der Schumann'schen[3]) Arbeit über das Borragoid die Nothwendigkeit einer neuen vollständigen Untersuchung. Dieser Umstand sowie die spezielle Aufforderung von Seiten des Herrn Geheimen

1) Am Schlusse seiner Untersuchungen über das Borragoid, welchen Namen Schumann bei dieser Gelegenheit mit der Bemerkung einführt, dass der Unterschied zwischen den echten Wickeln und dem Blüthenstand der Borraginaceen auch von Göbel scharf betont worden sei, sagt Schumann pag. 78 und 79: „Komme ich nun endlich zur Darstellung der von mir gewonnenen Resultate, so ergibt sich zunächst, dass das Borragoid in allen von mir untersuchten Fällen als ein Wickel der Art aufzufassen ist, welche Ruta, Echeveria, Calandrinia, überhaupt Pflanzen mit spiralig gestellten Stengelblättern besitzen. Da man dieselben nicht von denen trennen kann, die bei den Rubiaceen, Melastomaceen etc., d. h. bei Pflanzen vorkommen, die mit decussirten Blättern versehen sind, so ist ein Unterschied zwischen echten Wickeln und den Borragoiden nicht statthaft, der letzte Ausdruck muss also fallen gelassen werden.“ Trotzdem gebraucht Schumann den Ausdruck wieder in seinen Untersuchungen über den Blüthenanschluss und behauptet in seiner Arbeit über die angewachsenen Blüthenstände (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1892 pag. 63), ein specifischer Ausdruck für diese Blüthenstände sei für ihn nothwendig gewesen. Verfasser erscheint der Name bei dem jetzigen Stande der Frage seiner Kürze halber ganz brauchbar; er hat den Ausdruck in den vorliegenden Untersuchungen aus dem angedeuteten Grunde angewendet.

2) Flora 1889 pag. 82.

3) K. Schumann, Untersuchungen über das Borragoid, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1889 pag. 53—80.

Regierungsraths Schwendener in Berlin waren es, welche mich veranlassten, mich mit der Entwickelung der Inflorescenzen und der Blüthen dieser Familie, sowie besonders mit der Erscheinung des Herausrückens der Seitensprosse aus den Achseln ihrer Tragblätter zu beschäftigen; ausserdem war es die für die mechanische Theorie der Blattstellungen so wichtige Contactfrage, welche den Verfasser bereits in seiner Arbeit über die Entwickelung der Scrophulariaceenblüthe[1]) beschäftigt hat und welche er auch bei den vorliegenden Untersuchungen eingehend prüfte. Mit Absicht wurden diese in erster Linie an Symphytum officinale ausgeführt, weil diese Pflanze schon öfters untersucht wurde, wodurch eine grössere Sicherheit gegen etwaige Täuschungen geboten ist. Ferner wurden Anchusa officinalis, sowie Cerinthe minor zur Untersuchung herangezogen.

In den vorliegenden Untersuchungen wurde dann noch die Frage der Bürtigkeit der Seitensprosse und die damit zusammenhängende Frage der Berindung des Stengels kurz berücksichtigt, welche Čelakovský[2]) bei Besprechung der Schumann'schen und Kolkwitzschen Arbeiten über die angewachsenen Achselsprosse von Symphytum officinale aufgeworfen hat.

Werfen wir nun zunächst kurz einen Blick auf die über die erwähnten Gegenstände bisher vorhandene und, wie Verf. besonders betonen möchte, ihm bekannt gewordene und zugängliche Litteratur. Bis zum Jahre 1890 findet man über die Inflorescenz der Borraginaceen und über die Erscheinung des Herausrückens der Sprosse aus den Achseln ihrer Tragblätter dieselbe in Eichler's[3]) Blüthendiagrammen und in Engler[4]) und Prantl's natürlichen Pflanzenfamilien zusammengestellt. Besonders erwähnt sei Goebel's[5]) bekannte Arbeit über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse, in welcher wir weitere wichtige Litteraturangaben finden. In seinem im Jahre 1890 erschienenen Werke über den Blüthenanschluss, das bei den Borraginaceen

---

1) Fr. Muth, Zur Entwickelungsgeschichte der Scrophulariaceenblüthe, Fünfstück's Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1899, pag. 248—289.

2) L. J. Čelakovský, Ueber die Emporhebung von Achselsprossen, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1900 pag. 2—15.

3) W. Eichler, Blüthendiagramme I, pag. 196.

4) Die natürlichen Pflanzenfamilien, begründet von A. Engler u. K. Prantl, fortgesetzt von A. Engler, Leipzig 1893. Borraginaceae von M. Gürke IV. Theil 3. Abth. pag. 71—72.

5) K. Goebel, Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg 1882 pag. 353—436.

in den natürlichen Pflanzenfamilien nicht mehr erwähnt ist, beschäftigt sich Schumann[1]) wiederum mit der Natur des Borragoides und mit den angewachsenen Inflorescenzen. Den letzten Gegenstand behandelt er nochmals in einer in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft[2]) erschienenen Arbeit. Er kommt dabei zur Ansicht, dass die Erscheinung dadurch bedingt ist, dass die Primordien nicht im Tragblattachselgrunde sitzen, sondern mit breitem Fuss dem Vegetationskegel aufgesetzt sind. Zu einem wesentlich anderen Resultat wie Schumann gelangte Kolkwitz[3]), der das Phänomen bei normaler Anlage der Achselsprosse durch Annahme von gekrümmten, intercalaren Zonen zu erklären sucht.

Dieser Erklärung tritt Schumann[4]) in dem zweiten Hefte seiner morphologischen Studien entgegen; er kommt betreffs der Kolkwitz'schen Erklärung zu dem Ergebniss, dass die von letzterem gegebene Analyse nicht bloss äusserst complicirt, sondern auch fehlerhaft sei.

Kolkwitz[5]) vertheidigt in seiner zweiten Mittheilung über die Verschiebung der Axillartriebe bei Symphytum officinale seine Erklärung; er spricht die Ansicht aus, dass seine Analyse für jedermann leicht verständlich und vollkommen logisch sei.

Čelakovský, der selbst keine Untersuchungen am Object[6]) vorgenommen hat, macht den Friedensvermittler zwischen Schumann und Kolkwitz, indem er betreffs der Einheit des Primordiums Kolkwitz zustimmt, betreffs der Anlage desselben am Vegetationskegel dagegen Schumann Recht gibt. In dieser Abhandlung berührt Čelakovský auch die Frage der Berindung des Stengels, auf die er in seiner Arbeit über die Gliederung der Kaulome[7]) nochmals zurückkommt.

---

1) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss, Leipzig 1890, pag. 300—319.

2) K. Schumann, Ueber die angewachsenen Blüthenstände bei den Borraginaceae, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1892 pag. 63—68.

3) R. Kolkwitz, Ueber die Verschiebung der Axillartriebe bei Symphytum officinale, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1895 pag. 280—285.

4) K. Schumann, Morphologische Studien 1899 Heft II pag. 207—214.

5) R. Kolkwitz, Ueber die Verschiebung der Axillartriebe bei Symphytum officinale, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1899 pag. 379—384.

6) L. J. Čelakovský, Ueber die Emporhebung von Achselsprossen, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1900 pag. 2—15.

7) L. J. Čelakovský, Die Gliederung der Kaulome, Botanische Zeitung 1901 pag. 79—113.

Ueber die Contactfrage finden wir die Litteratur in Winkler's[1]) kritischen Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen sorgfältig zusammengestellt.

Die folgenden Untersuchungen zerfallen in drei Theile:

I. Die Untersuchung über die Anlage und die Natur der Inflorescenz.

II. Die Untersuchung über die Entwickelung der Blüthe und ihrer Theile unter besonderer Berücksichtigung der Contactverhältnisse.

III. Die Untersuchung über die Erscheinung des Herausrückens der Sprosse aus den Achseln ihrer Tragblätter und die Untersuchung über die Berindung der oberen Stengeltheile.

I. Die Anlage und die Natur der Inflorescenz.

Die Anlage des Blüthenstandes wurde, wie bereits oben betont, in erster Linie und am eingehendsten an Symphytum officinale untersucht. Das Material entstammte ebenso wie das von Anchusa officinalis und Cerinthe minor dem Universitätsgarten in Berlin und dem botanischen Garten der technischen Hochschule in Carlsruhe. Da die morphologischen Verhältnisse von Symphytum officinale für die folgenden Erörterungen nicht ohne Wichtigkeit sind, so sollen dieselben hier besonders erwähnt werden. Die Laubblätter, bei denen man in jugendlichem Zustande nicht selten einen asymmetrischen Querschnitt beobachtet, stehen bekanntlich annähernd in ungefährer $^2/_5$-Stellung. Wydler[2]) gibt $^3/_5$- und $^5/_8$-Stellung an, ein Beweis, dass die Blattstellung keine constante ist. Die Zahl der Laubblätter betrug bei den zur Untersuchung verwendeten Pflanzen zwischen 14 und 21; am häufigsten waren Pflanzen mit 18 Blättern. Die untersten Laubblätter sind lang gestielt, der Stengel zeigt an seiner Basis keine Blattflügel. Mit aufsteigender Höhe erscheinen dieselben und nehmen nach oben stets zu, während der Blattstiel immer kürzer wird, um schliesslich ganz zu verschwinden, und die Blattspreite abnimmt, bis dieselbe am Schluss der Achse bis auf ein verhältnissmässig kleines Maass zusammengesunken ist. Sobald an der primären Achse die Terminalblüthe angelegt ist, entwickeln sich in den Achseln der Tragblätter von oben nach der Basis zu und von unten nach der Spitze zu Seitensprosse, wobei indes die Reihenfolge nicht in streng regelmässiger Weise eingehalten wird.

---

1) Hans Winkler, Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik 1901 p. 1—79.

2) H. Wydler, Kleinere Beiträge zur Kenntniss einheimischer Gewächse. Flora 1860, pag. 679.

Ich nenne die ersteren Sprosse die terminalen, die letzteren die basalen. Bekanntlich rücken die oberen aus den Achseln ihrer Tragblätter heraus und wachsen an der Axe empor, während die unteren in normaler Weise in den Achseln ihrer Tragblätter stehen bleiben. Diese letzteren gliedern vor ihrem Abschluss durch die Anlage der Infloresccenz verschieden viele Laubblätter aus; häufig habe ich sieben Blätter beobachtet, ausserdem acht und vier; die oberen angewachsenen Sprosse haben in der Regel nur zwei Laubblätter, die als Vorblätter zu betrachten sind; es bleiben indes auch die Sprosse mit zwei Vorblättern häufig in der Achsel ihrer Tragblätter sitzen. Es wurden aber auch anderseits, und besonders bei sehr kräftigen Pflanzen, Fälle beobachtet, bei denen die untersten angewachsenen Achselsprosse vier oder sieben Laubblätter hatten.

Was nun das Verhältniss der angewachsenen und der normalen Achselsprosse zu einander betrifft, so gibt die folgende kleine Tabelle über die beobachteten Fälle Aufschluss. Irgend ein Verhältniss oder eine Gesetzmässigkeit lässt sich nicht finden. Die oberen Zahlen geben die normalen, die unteren die angewachsenen Axillartriebe an.

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.
7	11	7	10	11	12	12	13	15
8	6	9	4	8	4	4	7	6

10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.
8	8	9	8	7	8	8	9
10	10	9	10	8	10	8	10

18.	19.
7	8
9	10

Am häufigsten ist, wie man aus der Tabelle sieht, das Verhältniss von 8 : 10 vertreten. Hin und wieder beobachtete ich, dass einzelne Achselsprosse in den oberen Theilen der Axe in normaler Weise in den Achseln ihrer Tragblätter sitzen blieben, während die vorhergehenden und die nachfolgenden Seitensprosse angewachsen waren.

Bei Anchusa officinalis sind die Verhältnisse noch viel unregelmässiger wie bei Symphytum officinale. Manchmal sind fast sämmtliche Axillartriebe angewachsen, mitunter nur die oberen. Nicht selten bleibt zwischen den angewachsenen der eine oder andere Achselspross in normaler Weise in der Achsel des Tragblattes sitzen; im Herbst vergangenen Jahres beobachtete ich im botanischen Garten in Carlsruhe zwei Pflanzen, bei welchen sämmtliche Achselsprosse (bei normaler Ausbildung) in den Achseln ihrer Tragblätter sich befanden.

Zu erörtern ist noch die Verwachsung der Vorblätter mit dem

Achselspross, eine Erscheinung, welcher die Brüder Bravais[1]) neben den andern, bei diesen Inflorescenzen auftretenden Blattverwachsungen in ihrer bekannten Untersuchung über die Blüthenstände einen besonderen Abschnitt widmen. Die Stellungs- und Grössenverhältnisse der beiden Vorblätter sind besonders bei den beiden obersten Doppelborragoiden sehr variirend. Auch verdient die nicht selten schiefe Insertion eine besondere Erwähnung.

Hin und wieder findet man zwischen den Doppelborragoiden ein oder zwei Blättchen, die wohl als Vorblätter zu bezeichnen sein dürften; über die Stellung derselben gibt die schematische Fig. 1 Taf. IX Aufschluss. War nur ein solches Blättchen vorhanden, so war dasselbe in den beobachteten Fällen auf der angewachsenen[2]) Seite.

Die Terminalblüthe der primären Axe ist in der Regel weit hinauf mit dem Doppelborragoid des letzten Tragblattes verwachsen; verschiedenemale war dieselbe mit einem Blättchen begleitet, nicht selten verkümmert die Terminalblüthe mehr oder weniger, und mitunter kann man gar nichts mehr von derselben nachweisen; auch beobachtet man an deren Stelle ein kleines Blättchen.

Die Terminalblüthe der Doppelborragoide ist in ihrer Stellung nicht constant; nicht selten sitzt dieselbe ganz in der Mitte zwischen den beiden Borragoiden (Fig. 1 Taf. XV), häufig wächst dieselbe an einem der beiden Borragoide mehr oder weniger in die Höhe (Figg. 2 und 3 Taf. XV). Bei der Fig. 2 Taf. XV zeigt das Doppelborragoid weitgehende Anwachsung an das β-Vorblatt; bei dem rechten Borragoid ist nur eine Blüthe ausgebildet. Die Fig. 3 Taf. XV stellt das oberste Doppelborragoid einer primären Achse mit weitgehender Anwachsung der primären Terminalblüthe dar.

Wenn wir nun die Natur der Inflorescenz von Symphytum officinale erkennen wollen, müssen wir uns vor allem über die Vorgänge am Vegetationskegel bei Anlage derselben genau orientiren. Am besten können wir dieselben bei den Achselprodukten der oberen Blätter, die sofort die beiden Vorblätter α und β ausgliedern, verfolgen. Vergleichen wir zunächst ein solches terminales Achselprodukt mit einem basalen, welches vor Anlage der Inflorescenz noch mehrere Laubblätter ausgliedert. Die Fig. 2 Taf. IX stellt das letztere in Vorderansicht und Fig. 3 Taf. IX in Oberansicht dar, während die Fig. 4 Taf. IX

1) L. et A. Bravais, Disposition des inflorescences. Annales des sciences naturelles, seconde série, tome VII, pag. 298—302.

2) Ueber den Ausdruck „angewachsen“ vergl pag. 62.

eine Oberansicht des ersteren darstellt. Wie aus diesen Zeichnungen hervorgeht, ist dieses letztere bedeutend grösser und mehr flach, auch sind die beiden Vorblätter α und β im Verhältniss bedeutend kleiner, als die Laubblätter.

Die beiden Vorblätter werden succedan ausgegliedert. Besonders erwähnenswerth ist die Erscheinung, dass das β-, also das zuletzt angelegte Vorblatt gewöhnlich nicht „vollständig ausgegliedert“ wird, sondern „an seiner Basis mit dem Primordium verwachsen bleibt“, was auch an den ausgebildeten Doppelborragoiden, wie die Fig. 2 Taf. XV z. B. zeigt, deutlich sichtbar ist. Ich nenne dieses Vorblatt der Kürze halber das angewachsene und das Borragoid auf dessen Seite das angewachsene, während ich das andere Vorblatt und Borragoid als das freie bezeichne. Gewöhnlich wird das erste Vorblatt links angelegt, doch erscheint es, wie die folgende Tabelle zeigt, nicht selten auf der rechten Seite, wie auch die Fig. 4 Taf. IX ein junges Primordium mit dem α-Vorblatt auf der rechten Seite darstellt.

Ein solcher Wechsel in der Ausgliederung der beiden Vorblätter wurde besonders an sehr kräftig entwickelten Pflanzen beobachtet. Das erste Vorblatt der oberen Achselprodukte wurde bei sieben Pflanzen in folgender Weise angelegt.

(l. bedeutet natürlich links und r. rechts.)

1. l, l, l, l, l, l, l.
2. l, l, l, l, r, r, r.
3. l, l, l, l, l, l, l.
4. l, l, l, l, l, l.
5. l, r, l, l, l.
6. l, l, l, r, r, l, l.
7. r, r, r, r, r, l, l.

Die Untersuchungen wurden an jungen, primären Achsen vorgenommen. Wretschko[1]) hat bei Echium vulgare die analogen Verhältnisse gleichfalls genauer verfolgt und bemerkt darüber: „Der Stengel hatte die Spirale *r l* auf dem längeren Wege, bei den Sprossen stand meistentheils das erste Blatt rechts vom Stützblatte und die Blattspirale hatte die Richtung jener des Stengels; bei drei Aesten aber befand sich das erste Blatt links vom Mutterblatte und ihre Spirale war *l r*. Diese Unbeständigkeit in der Wendung der Blattspirale, die ich an anderen Arten gleichfalls zur Genüge beobachtet

1) M. Wretschko, Beitrag zur Entwickelung der Inflorescenz in der Familie der Asperifolien. Jahresbericht über das k. k. akademische Gymnasium in Wien, 1866, pag. 21.

habe und auf ihre allenfallsigen Ursachen nicht zurückzuführen weiss, legte mir die Vermuthung nahe, dass die durch die Stellung des ersten Vorblattes bedingte Antidromie der beiden obersten Wickeln schwerlich die ihr von den Schriftstellern zugeschriebene Gesetzeskraft haben dürfte. In der That sprechen für diese Meinung meine Wahrnehmungen, die ich bei der Untersuchung der Individuen von Echium und von einigen andern Arten gemacht habe, so dass die angezogene Gesetzmässigkeit durchaus keine allgemeine ist." Verfasser glaubt als Ursache dieser Wretschko unerklärlichen Varianz nach seinen Beobachtungen die wechselnden Contactverhältnisse resp. Druckverhältnisse ansehen zu müssen. Auch die häufig auftretende asymmetrische Form der beiden Vorblätter dürfte wohl darin hauptsächlich ihren Grund haben. Die Figg. 5 *a* und *b* Taf. IX zeigen solche asymmetrische [1]) Vorblätter im Querschnitt, während die Fig. 5 *c* der gleichen Tafel ein solches von ungefähr normaler Form aufweist. Auch die Gestalt der jungen Primordien ist häufig eine ganz auffallende. Die Fig. 6 Taf. IX zeigt uns die Oberansicht einer primären Achse mit neun Tragblättern zur Zeit der Anlage der Doppelborragoide in deren Achseln. Die Ausgliederung erfolgt hier ziemlich regelmässig von oben nach der Basis zu fortschreitend. Die jungen Primordien der drei untersten Tragblätter sind von sehr schmaler und

---

1) Die auffallende Erscheinung der Asymmetrie bei Laubblättern ist in letzter Zeit wieder mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen, wobei hauptsächlich der Einfluss der Schwerkraft, sodann der Einfluss der Intensität der Beleuchtung und Verdunstung verfolgt wurde. Ferner wurde (Noll) eine Art Empfindungsvermögen der Pflanze für die eigene Körperform des Organismus als Ursache der Erscheinung der Asymmetrie angesehen. Nordhausen (M. Nordhausen, Untersuchungen über Asymmetrie von Laubblättern höherer Pflanzen nebst Bemerkungen zur Anisophyllie, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 1901, pag. 12—54; die einschlägige Litteratur ist pag. 53 und 54 aufgeführt) hat neuerdings den Einfluss der erwähnten Factoren einer kritischen Untersuchung unterzogen, wobei bei der Schwierigkeit der Verhältnisse allerdings so mancher Punkt noch offen gelassen werden musste. Bei Symphytum officinale (vergl. pag. 60 und 61) bin ich infolge der häufig auffallenden, mitunter geradezu bizarren, ganz den Raumverhältnissen in der Knospe entsprechenden Form der Vorblätter und infolge der Thatsache, dass die Unregelmässigkeiten am Ende der Achse am grössten sind, sowie aus Rücksicht auf die Beobachtung, dass die Vorblätter häufig eine mehr oder weniger schiefe Insertion zeigen, bei Würdigung der in vorliegenden Untersuchungen näher ausgeführten Verhältnisse zur Ansicht gelangt, dass bei der Asymmetrie der Vorblätter unserer Borraginacee die vom Ernährungszustand der einzelnen Pflanzen jedenfalls beeinflussten Contact- resp. Druckverhältnisse eine wichtige, wenn nicht ausschlaggebende Rolle spielen; auch das nicht seltene Vorkommen von vollständig symmetrischen Vorblättern spricht für diese Ansicht.

in transversaler Richtung gestreckter, unregelmässiger, in der Mitte eingekerbter Gestalt.

Was nun die weitere Entwickelung des Primordiums zum Doppelborragoid betrifft, so sei zunächst auf die Figg. 7—17 Taf. IX verwiesen. Wie aus diesen hervorgeht, ist die Verzweigungsweise am Vegetationskegel nicht constant, sondern sehr variirend. Fassen wir zuerst die Figg. 7, 8 und 9 Taf. IX ins Auge. Dieselben stellen die Vegetationskegel von drei Achselprodukten vor der sichtbaren Ausgliederung einer Anlage dar. Die erste Figur zeigt die Vorderansicht, während die beiden andern transversale Längsschnitte darstellen. Betrachten wir jetzt die Fig. 10 Taf. IX; dieselbe stellt ein junges Achselprodukt aus dem zweitletzten Blatte einer primären Achse in transversalem Längsschnitt dar. Dieses Präparat zeigt die am häufigsten von mir beobachteten Verhältnisse. Wir sehen in der Mitte einen grossen Höcker, welcher sich zur Terminalblüthe des Doppelborragoides entwickelt; die Auswölbung nach links fasse ich als Ausgliederung der Terminalblüthe resp. des Vegetationskegels auf in analoger Weise, wie ich dies bei Calceolaria hybrida und rugosa [1]) beschrieben habe. Diese beiden Körper stellen den Anfang des einen Borragoides dar. Das β-Vorblatt links würde dementsprechend als steril zu bezeichnen sein. Das rechts in der Achsel des α-Vorblattes befindliche Primordium ist der Anfang des zweiten Borragoids und sieht wie ein normales Achselprodukt aus. Die Definition von Wydler und Eichler [2]) ist hiernach nicht ganz zutreffend. Diese bezeichnen nämlich die Infloreseenz der Borraginaceen als Dichasien, welche nach einmaliger Dichotomie in gedoppelte oder einfache, trauben- oder ährenförmige Wickel übergehen.

Aehnlich, nur etwas weiter vorgeschritten, ist das junge Doppelborragoid, welches die Fig. 16 Taf. IX in Vorderansicht darstellt. Anders gestalten sich die Verhältnisse bei dem Achselprodukt, welches die Fig. 11 Taf. IX in transversalem Längsschnitt darstellt; der mittlere und der linke Höcker sind in Grösse und Höhe nicht merklich verschieden, während die junge Anlage rechts eine weit in die Höhe gehende Anheftung an die Terminalblüthe zeigt.

Wiederum verschiedene Verhältnisse zeigen die Figg. 12 und 17 Taf. IX, von welchen die erstere ein Achselprodukt in Vorderansicht, die letztere in transversalem Längsschnitt darstellen.

---

1) Fr. Muth, Zur Entwickelungsgeschichte der Scrophulariaceenblüthe, Fünfstücks Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1899, pag. 253 u. 254.

2) A. W. Eichler, Blüthendiagramme, 1875, pag. 196.

Hier bilden die beiden grossen Höcker den Anfang des einen Borragoids, während die kleine Anlage im Grunde des α-Vorblattes den Anfang des zweiten, in der Entwickelung weit hinter dem andern Borragoid zurückbleibenden Borragoids darstellt. Es ist dies der extremste Fall, welcher in dieser Richtung beobachtet wurde. Vielleicht gelangt die kleine Anlage auch gar nicht mehr zur vollständigen Entwickelung, so dass in der Achsel dieses Tragblattes nur ein Borragoid zur Ausbildung käme. Ganz abweichend ist das Bild, das uns die Figg. 14 und 15 Taf. IX darbieten; dieselben stellen das gleiche Präparat, die erstere in transversalem Längsschnitt, die letztere in Oberansicht dar. Wir sehen in der Mitte einen grossen, breiten, weit hervorragenden, in der Mitte einen Einschnitt zeigenden Höcker; rechts und links sind ebenfalls Ausgliederungen vorhanden. Der mittlere grosse Höcker mit der Furchung dürfte wohl den Anfang eines einfachen Borragoids darstellen, während die Anlagen rechts und links sich wahrscheinlich zu Doppelborragoiden entwickeln. Ich habe im botanischen Garten zu Carlsruhe zwei sehr kräftige Pflanzen beobachtet, welche sich in voller Blüthe befanden und deren Achsen mit einem einfachen und zwei Doppelborragoiden abschlossen.

Eigenthümlich sind die Verhältnisse, welche die Fig. 13 Taf. IX aufweist. Wir sehen links das β-Vorblatt und eine kleine Anlage, während der grosse Vegetationskegel auf der rechten Seite noch keine Ausgliederung erkennen lässt.

Wie bereits betont und aus dem Ausgeführten ersichtlich, sind die Verhältnisse bei der ersten Anlage der beiden Doppelborragoide schwankend; es ist dies auch später noch an den entwickelten Inflorescenzen zu beobachten. Es sei nochmals in dieser Beziehung auf die Figuren 1, 2 u. 3 Tafel XV aufmerksam gemacht. Besonders interessant ist die Fig. 2, welche eine Inflorescenz darstellt, die eine weitgehende Anwachsung des β-Vorblattes zeigt. Dabei ist von dem andern Borragoid nur eine Blüthe zur Ausbildung gelangt. Bei der Fig. 1 sitzt die Terminalblüthe in der Mitte, während die beiden Borragoide keine Differenz betreffs der Anwachsung ihrer Vorblätter aufweisen. Bei der Fig. 3, welche das oberste Doppelborragoid einer primären Hauptachse darstellt, ist die Terminalblüthe der letzteren weit hinauf mit dem letzten Achselprodukt verwachsen, während das linke Vorblatt eine weitergehende Anwachsung zeigt als das rechte; auch die Terminalblüthe des Doppelborragoids sitzt nicht in der Mitte.

Was nun die weitere Entwickelung der beiden Borragoide betrifft, so sei auf die Fig. 1 Taf. X verwiesen. Wir sehen, dass die

sehr rasch in medianer Richtung wachsende Ausgliederung der Terminalblüthe dem Primordium des α-Vorblattes im Wachsthum vorauseilt. Ueberhaupt wird man stets finden, dass die beiden Borragoide, wenigstens im Anfang ihrer Entwickelung, in verschiedenen Stadien sich befinden.

Die schematische Fig. 2 Taf. X zeigt bei einem etwas vorgeschrittenen Doppelborragoid die obwaltenden Verhältnisse; es sind in der Achsel des β-Vorblattes neun, in der des α-Vorblattes dagegen nur acht junge Anlagen ausgegliedert.

Die Fig. 3 Taf. X zeigt uns ein Stadium in Oberansicht, bei dem die Entwickelung des Doppelborragoids etwas weiter fortgeschritten ist wie in Fig. 1 derselben Tafel. Wir sehen wiederum in der Mitte die über die beiden anderen Anlagen hier etwas emporragende Terminalblüthe, links deren nur durch eine flache Furche von ihr getrennte Ausgliederung; rechts in der Achsel des α-Vorblattes liegt die durch einen deutlichen Zwischenraum getrennte, freie Anlage des zweiten Borragoids. Die Anlage links ist bedeutend weiter entwickelt wie die rechts; in diesem Stadium ist bei diesen beiden die erste Andeutung der Theilung bemerkbar. Wir sehen eine, zur ersten Theilungsebene senkrecht verlaufende, sehr flache Furche auftreten, wodurch links die zweite Blüthe des einen Borragoids abgegliedert wird, rechts die erste des andern. Die Fig. 6 Taf. X ist eine schematische Darstellung der Furchung. Der Theilungsvorgang ist zuerst an einer eigenthümlichen Zellgruppirung zu erkennen. Die Zeichnung ist nach dem in der Fig. 10 Taf. X dargestellten Ende des Borragoids links entworfen.

Die Fig. 4 Taf. X zeigt dasselbe junge Doppelborragoid, wie Fig. 3 derselben Tafel von hinten; die Terminalblüthe steht bedeutend den beiden Anlagen rechts und links gegenüber vor. Ein ähnliches Stadium, wie die beiden soeben genannten Figuren, stellt die Fig. 5 Taf. X in Vorderansicht dar; das Präparat liegt auf dem Rücken, zeigt also die phylloscope Seite. Die Furchung ist bei beiden Anlagen rechts und links bereits deutlich sichtbar. Bemerkt sei hier, dass die Theilungsvorgänge nicht stets gleichmässig auftreten, sondern dass auch hier häufig Schwankungen zu beobachten sind.

Weiter fortgeschritten ist die Entwickelung des Doppelborragoids in Fig. 7 Taf. X, wo wiederum links das β- und rechts das α-Vorblatt sich befindet. Bei dem β-Borragoid ist bereits die Abgliederung der dritten Blüthe bemerkbar, während bei dem andern Borragoid nur die erste Blüthe sichtbar abgetrennt ist.

Das nächste Stadium stellt die Fig. 8 Taf. X dar; rechts befindet sich die Terminalblüthe des Doppelborragoids Tb; Bl^1 und Bl^2 sind die nach einander ausgegliederten Anlagen, V der Vegetationskegel. Wir sehen an diesen, wie an vorhergehenden und nachfolgenden Stadien, dass die Theilungsebenen stets ungefähr senkrecht aufeinander stehen. Die Figg. 9, 10, 11, 12, 13, 14 Taf. X, sowie die Fig. 1 Taf. XI veranschaulichen den weiteren Gang der Entwickelung des Doppelborragoids, wobei stets das eine Borragoid dem andern in der Anlage der jungen Blüthen vorauseilt. Die jungen Inflorescenzen sind zum Theil in Vorderansicht, zum Theil in Oberansicht dargestellt. Die Fig. 7 Taf. XI stellt einen transversalen Längsschnitt durch ein junges Doppelborragoid, wie wir es in den Figg. 11 u. 12 Taf. X vor uns haben, dar.

Nachdem wir die Anlage des Doppelborragoides gesehen haben, wollen wir die weitere Entwickelung eines Einzelborragoids auch noch etwas eingehender verfolgen. Fig. 2 Taf. XI stellt das Ende eines Borragoides mit zehn Blüthen dar, während Fig. 3 Taf. XI das Ende einer ganz alten, am Ende ihrer Entwickelungsfähigkeit angelangten Inflorescenz darstellt. Wir sehen, dass die Lostrennung der jungen Blüthen viel langsamer vor sich geht und dass die letzten Blüthen gegenüber dem Vegetationskegel sehr weit in ihrer Entwickelung fortgeschritten sind. Sehen wir nun auch einmal das Ende einer jungen Inflorescenz etwas genauer an. Fig. 4 Taf. XI stellt den Schluss eines Borragoids in Oberansicht dar; der Vorgang der Theilung wurde bereits in der schematischen Zeichnung 6 Taf. X beschrieben. Fig. 5 Taf. XI ist ein medianer Längsschnitt, geführt in der durch die Linie l in der vorhergehenden Figur angegebenen Richtung. Die folgende Fig. 6 Taf. XI stellt den transversalen Längsschnitt durch die untere breitere Partie des Körpers dar. Die Richtung des Längsschnittes ist durch die Linie l^1 angegeben.

Verfolgen wir nun, nachdem wir die Anlage der Inflorescenzen bisher nur an den oberen Seitensprossen mit zwei Vorblättern beobachtet haben, auch die Verhältnisse an dem Ende einer primären Hauptachse. Hier sind die Verhältnisse bei Ausgliederung der Doppelborragoide am wenigsten constant. Je näher am Vegetationskegel der primären Achse nämlich die Primordien angelegt werden, desto unregelmässiger pflegen die Verhältnisse zu sein; besonders hat dies für die Terminalblüthe Geltung, bei welcher sowohl, was die Grösse der Anlage, als auch, was den Verlauf der Theilungscurven, wenn dieser Ausdruck gestattet ist, betrifft, nicht unbedeutende Differenzen

zu beobachten sind; hin und wieder zeigen sich die ersten Anlagen der Terminalblüthe und der beiden Doppelborragoide von annähernd gleicher Grösse. Die Fig. 8 Taf. XI zeigt das Ende einer primären Hauptachse mit den vier letzten, in ungefähr decussirter Stellung befindlichen Tragblättern. Die Fig. 9 Taf. XI ist eine Vorderansicht der Terminalblüthe und der Anlage der zwei obersten Doppelborragoide und zwar der dem Tragblatt 4 zugewendeten Seite. Die Anlage der Gipfelblüthe ist hier ziemlich umfangreich. In der Zeichnung 6 Taf. IX ist die junge Terminalblüthe z. B. schon weniger gross. Ganz anders sind die Verhältnisse bei der Fig. 10 Taf. XI, die den Schluss einer primären Achse mit etwas weiter vorgeschrittenen jungen Inflorescenzen darstellt und bei welcher die Anlage der Terminalblüthe sehr klein ist. Derartige Verhältnisse am Ende der primären Achse sind es, bei welchen nicht selten die Verkümmerung der Terminalblüthe eintritt, so dass mitunter später überhaupt nichts mehr von derselben nachzuweisen ist (vgl. pag. 61). Auch die oft weitgehende Anwachsung der Terminalblüthe an das oberste Doppelborragoid findet in den Verhältnissen, wie sie die Fig. 9 Taf. XI darstellt, ihre Erklärung. Dass der oberste, zunächst der Gipfelblüthe stehende Seitenzweig, wie dies auch Wydler[1]) beobachtet hat, hin und wieder auch als einfacher Wickel auftritt, ist bei den erwähnten Umständen nicht gerade auffallend. Wydler[2]) waren auch bereits die Unregelmässigkeiten in der Ausbildung der Schlussblüthe, sowohl der primären, wie der seitlichen Achsen aufgefallen. Er bemerkt darüber: „Die Gipfelblüthe des Stengels und der Bereicherungszweige kommt oft nicht gehörig zur Ausbildung. So fand ich von ihr zuweilen nur zwei Kelchblätter und eine unvollkommene Corolla, häufig auch nur ein schmales gestieltes Blättchen oder einen pfriemlichen Stiel. Manchmal ist auch das Stengelende spurlos“. Nicht zutreffend ist die folgende Angabe, welche Wretschko[3]) über Symphytum officinale macht: „Die Spitze des Hauptstockes, sowie jene der sich gleich verhaltenden Nebenstengel habe ich hier, wie bei S. tuberosum, ohne einen Blüthenabschluss gefunden, indem die

---

1) H. Wydler, Zur Morphologie, hauptsächlich der dichotomen Blüthenstände. Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 1878, pag. 366.

2) H. Wydler, Kleinere Beiträge zur Kenntniss einheimischer Gewächse. Flora 1860, pag. 678 und 679.

3) M. Wretschko, Beitrag zur Entwickelung der Inflorescenz in der Familie der Asperifolien. Jahresbericht über das k. k. akademische Gymnasium in Wien für das Schuljahr 1865—66, pag. 19.

Axillarblüthensprosse, die zu den zwei obersten Blättern gehören, noch über die Basis des oberen derselben eine Strecke verwachsen und sich dann unter nahezu gleichen Winkeln gegen die Hauptachse seitwärts wenden, ohne dass selbst in den jüngsten Knospen an dieser Stelle eine Spur von einer Blüthe wäre.“ Wie die Entwickelungsgeschichte gezeigt hat, ist diese Ansicht von Wretschko nicht zutreffend; ein vollständiges späteres Fehlen der Schlussblüthe ist nur ausnahmsweise zu constatiren.

Auf die weitere Entwickelung der Terminalblüthe werden wir im zweiten Teile dieser Untersuchungen einzugehen haben.

Um nochmals auf die Anlage der obersten Doppelborragoide zurückzukommen, so sei besonders auf die in Fig. 9 Taf. XI dargestellten Verhältnisse aufmerksam gemacht. Die Anlage der Terminalblüthe erhebt sich nicht, wie man dies sonst bei Abschluss einer Achse durch eine Blüthe häufig beobachtet, in irgend einer auffallenden Weise über die beiden seitlichen Anlagen empor, vielmehr liegt besonders die Ausgliederung auf der rechten Seite beinahe auf gleicher Höhe. Die hohe Anheftung an der der Schlussblüthe zugewendeten oberen Seite der beiden seitlichen Primordien ist hier eine noch weitergehende, wie bei der Entwickelung der bereits beschriebenen Doppelborragoide der nächst unteren Tragblätter.

Die Entwickelung der Inflorescenz von Symphytum officinale ist schon von verschiedenen Forschern untersucht worden und haben wir nun die Resultate unserer Beobachtungen mit denjenigen der bereits vorliegenden Untersuchungen zu vergleichen.

Diejenigen von Schleiden[1]) sind von ihm selbst als sehr unvollständig bezeichnet worden und brauchen wir deshalb nicht weiter darauf einzugehen. Bemerkt sei nur, dass Schleiden auf Grund seiner Untersuchungen zu der Ansicht gelangte, dass der Blüthenstand der Borraginaceen ein Monopodium sei. Kauffmann[2]) hat bei seinen Studien über die Bildung des Wickels bei den Asperifolien die Entwickelung des Blüthenstandes von Symphytum peregrinum verfolgt. Er führt darüber pag. 239 aus: „Diese Bildung geht, wie man aus dem Gesagten ersehen kann, durch die sogenannte dichotomische Theilung des Vegetationskegels der Achse vor sich; es wird

---

1) M. J. Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. 3. Auflage, II. Theil, 1856, pag. 237.

2) N. Kauffmann, Ueber die Bildung des Wickels bei den Asperifolieen. Nouveaux mémoires de la société impériale des naturalistes de Moscou, tome XIII, livraison III, 1871, pag. 237—251.

nämlich der Vegetationskegel in seiner weiteren Entwickelung gehemmt und durch zwei neue ersetzt, die in Bezug auf einander nicht eine untergeordnete, sondern eine gleichwerthige Bedeutung haben". Diese Ansicht dürfte wohl nicht ganz stichhaltig sein, besonders die in unseren phylogenetischen Erörterungen pag. 85 angedeuteten Verhältnisse, sowie die Theilungsvorgänge am Vegetationskegel bei Ausgliederung der ersten und letzten Blüthen einer Inflorescenz sprechen gegen die von Kauffmann als constant angenommene Gleichwerthigkeit der Theilprodukte des Vegetationskegels. Uebrigens beobachtet man auch bei älteren Borragoiden häufig einen Wechsel in der Grösse der beiden Theilprodukte des jeweiligen Vegetationskegels, wie dies auf pag. 72, 73 und 83 nochmals betont ist. Kauffmann sagt dann noch pag. 240 zur Begründung der von ihm angenommenen Dichotomie: „Die Lage der Theilungsebene oder der Furche, welche den sich in eine Blüthe umbildenden Höcker von dem neu entstandenen Vegetationskegel trennt, zeigt uns ganz deutlich, dass diese Höcker durch dichotomische Theilung entstanden sind. Denn sollte einer dieser Höcker in der Achsel eines Blattes entstanden sein und folglich einer Achselknospe entsprechen, so könnten diese Höcker nicht neben einander sitzen und müssten einer hinter dem anderen zu stehen kommen; die sie trennende Ebene oder Furche müsste dann in Bezug auf das Blatt eine mehr oder weniger parallele Lage besitzen, wie es bei der Bildung der Achselknospen stets der Fall ist. Durch die dichotomische Theilung des Vegetationskegels des Wickels wird auch der Umstand erklärt, weshalb an vollkommen ausgebildeten Wickeln die Blüthen nicht über den Mittelnerven der Deckblätter, sondern seitwärts in einiger Entfernung von den ersteren sitzen".

Warming[1]) hat Symphytum asperrimum untersucht; es entsprechen die von demselben in Fig. 16 Taf. XI wiedergegebenen Verhältnisse unseren Angaben. Warming bemerkt dazu pag. XLVI: „L'inflorence commence comme cyme dichotomique, mais les deux axes latéraux la continent comme cyme scorpoïde."

Die Arbeit von Pedersen über die Theilung der Vegetationsspitze bei der Verzweigung der Phanerogamen, in welcher er ausser anderen Borraginaceen auch Symphytum officinale untersuchte, kenne

1) Eug. Warming, Forgrenings-forhold hos Fanerogamerne. K. Danske, Videnskab. Selskabs. Skrifter, 1872.

2) R. Pedersen, Theilung der Vegetationsspitze bei der Verzweigung der Phanerogamen, Referat von E. Warming in Just's botanischem Jahresbericht, 1873, pag. 234—235.

ich nur als Referat. Seine Resultate sind nach letzterem, dass der Wickel durch wiederholte Verzweigungen der Vegetationsspitze gebildet wird und dass echte Dichotomie bei den Borraginaceen vorkommt, d. h. eine Verzweigung, bei welcher die Entwickelung der Mutterachsen durch Neubildungen (Gabelzweige) gehemmt wird, welche simultan entstehen und zur Zeit ihrer Entstehung die obersten (und zugleich die letzten) Neubildungen der Muttersprossen sind.

Goebel[1]) hat unter anderen Borraginaceen ebenfalls Symphytum officinale untersucht; er gibt über die Entwickelung des Blüthenstandes desselben eine Darstellung in der Fig. 32. Diese entspricht, was das Ende der Inflorescenz und die Ausgliederungsweise der jungen Anlagen betrifft, den thatsächlichen Verhältnissen nicht. Derartige Bilder konnte der Verfasser weder an jungen noch an älteren Inflorescenzen beobachten. Goebel beschreibt die Entwickelung des Blüthenstandes von Myosotis, von dem er pag. 411 betont, dass er mit dem von Symphytum officinale ganz übereinstimme und dass die bereits erwähnte für Symphytum officinale gegebene Fig. 32 auch für Myosotis gelte, pag. 409 folgendermassen: „Die Inflorescenz ist kein Sympodium, sondern ein Monopodium. Sie besitzt einen fortdauernd thätigen Vegetationspunkt. Derselbe ist stark eingekrümmt, so dass seine Bauchseite die Bauchseite des älteren Theiles der Inflorescenzachse berührt. Er hat eine auf dem Rücken abgeflachte Gestalt. Auf dieser Rückenseite sprossen nun, senkrecht auf derselben, als halbkugelige Höcker die Blüthenanlagen hervor (vgl. Fig. 32).[2]) Sie entstehen in zwei Reihen alternirend und dicht gedrängt, und sind den Rändern der Inflorescenzachse genähert. Von Brakteen zeigt sich keine Spur. Die Blüthenanlagen sind bei ihrem Auftreten viel kleiner als der Vegetationspunkt, der im Verhältniss zu ihnen ganz massig entwickelt ist, namentlich bei kräftigen Inflorescenzen. Auch haben sie von Anfang an eine andere Richtung als diese, da sie nahezu senkrecht auf der Rückenfläche stehen."

Die Schilderung trifft, wie unsere Zeichnungen beweisen, auf die bei Symphytum officinale obwaltenden Verhältnisse nicht zu. Besonders auf die Fig. 6 Taf. X, Figg. 4, 5, 6 u. 7 Taf. XI sei nochmals

---

1) K. Goebel, Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg II. Bd., 1882, pag. 353—436.

2) In dem Lehrbuch der Botanik von Frank (Leipzig 1890) findet sich im II. Bd. pag. 34 in der Fig. 255 die Darstellung eines jungen Blüthenstandes von Symphytum officinale nach Sachs. Es scheint mir diese Figur, nach der Aehnlichkeit zu schliessen, eine Reproduction dieser Goebel'schen Fig. 32 zu sein.

aufmerksam gemacht. Die „Theilungszone", wenn wir diesen Ausdruck gebrauchen wollen, scheint Goebel entgangen zu sein; die Blüthen treten nicht in Form kreisrunder Scheiben auf der Oberseite auf. Bei sehr kräftig entwickelten Inflorescenzen habe ich mitunter Bilder gesehen, bei welchen das Ende des Borragoides auf den ersten Anblick grosse Aehnlichkeit mit den von Goebel wiedergegebenen Verhältnissen hatte. Bei genauer Beobachtung und genügender Aufhellung waren indes die Verhältnisse stets so, wie sie geschildert wurden. Wenn Goebel pag. 411 meint, dass die Angaben über die Dichotomie des Borraginaceeninflorescenzvegetationspunktes überhaupt auf unvollständiger Beobachtung beruhen, so ist dies nicht richtig; so viel konnte ich mit Sicherheit constatiren und geht dies aus unseren Figuren deutlich hervor, dass bei Anlage der Blüthen ein Ausgliederungsmodus vorkommt, bei dem der Vegetationspunkt in zwei ungefähr gleiche Hälften getheilt wird. Da aber dieses Verhältniss, besonders bei Anlage der ersten und letzten Blüthen, nicht immer eingehalten wird, sondern alle Verhältnisse in der Grösse der Theilprodukte vorkommen, wobei ich wiederum besonders die ersten und letzten Stadien der Inflorescenzentwickelung im Auge habe, so kann nach meiner Meinung nicht von Dichotomie im Sinne von Kauffmann die Rede sein; denn diese ist nach meiner Auffassung ein so genau präcisirter Vorgang, der in der absoluten Zweitheilung des Vegetationspunktes besteht, so dass der Begriff Dichotomie jede Varianz ausschliesst. Dass die Theilungsvorgänge, wie dies von verschiedenen Forschern bereits hervorgehoben wurde, besonders durch den jeweiligen Ernährungszustand der Pflanze beeinflusst werde, scheint sehr wahrscheinlich zu sein.

Goebel führt über die Frage pag. 405 aus: „Als gemeinsame Erscheinung dorsiventraler Papilionaceeninflorescenzen mag hier noch einmal hervorgehoben werden, dass der Vegetationspunkt es ist, der schon vor dem Auftreten der Blüthen einen Unterschied von Bauch- und Rückansicht zeigt, also keine nachträgliche Verschiebung stattfindet."

Diese Verhältnisse, die Goebel auch auf die Borraginaceen überträgt, finden sich bei Symphytum officinale, Anchusa officinalis und Cerinthe minor nicht vor; denn hier kann vor Anlage der ersten Blüthe von einer Dorsiventralität des Vegetationskegels, wie aus unseren Zeichnungen ersichtlich, nicht wohl die Rede sein.

Auf die bei Hyoscyamus niger und albus obwaltenden Verhältnisse, die sich nach den Ausführungen Goebel's mit seinen Beobachtungen bei Symphytum officinale und Anchusa officinalis decken,

werde ich in einer dem Abschluss nahen Arbeit über die Entwickelung der Inflorescenzen und Blüthen der Solaneen einzugehen Gelegenheit haben. Nur soviel sei hier bemerkt, dass der Verfasser die Ansicht Goebel's über die Inflorescenzen dieser beiden Solaneen nach seinen bisherigen Erfahrungen an Hyoscyamus niger ebensowenig theilen kann, wie seine diesbezüglichen Ausführungen über den Blüthenstand der Borraginaceen.

In den Figg. 33 u. 38 Taf. XII hat Goebel eine schematische Darstellung der Verhältnisse bei Anlage des Borragoides gegeben. Diese Auffassung Goebel's ist, wie aus unseren Zeichnungen hervorgeht, nicht richtig.

Was die von Göbel angegebenen Grössenverhältnisse des Vegetationskegels im Vergleich zu den jungen Blüthen betrifft, so muss ich betonen, dass dieselben vor Allem sehr schwankend sind und dass eine auffallende Massigkeit des ersteren im Verhältniss zu den letzteren nirgends zu beobachten war. Besonders die Verhältnisse am Ende eines älteren Borragoids, wie sie in Fig. 3 Taf. XI dargestellt sind, zeigen gerade das Umgekehrte.

Schumann[1]) hat in seinen Untersuchungen über das Borragoid auch Symphytum officinale und asperrimum untersucht, ohne hier Zeichnungen über seine Beobachtungen zu geben, was er in seinen Untersuchungen über den Blüthenanschluss[2]) zum Theil nachgeholt hat.

In letzterem Werke sagt Schumann über Cerinthe, Anchusa und Symphytum pag. 301 und 302: „Der Process an dem Gipfelsprosse ist kurz folgender: Die Blätter entstehen an der Hauptachse oder an einem der grossen Lateralstrahlen aus den Rosettenblättern der Grundachse spiral. Der uhrglasförmige Scheitel erhält dann eine Furchung, welche so verläuft, dass sie, wenn ich das letzte Blatt n nenne, auf n-3 zugeht und zwischen n-4 und n-2 hindurchfällt. Auf diese Weise entstehen zwei Parzellen, die eine befindet sich ziemlich genau in der Achsel von n, die andere in der von n-1. In dem Theilprodukte von n-1 erscheint zunächst eine auf der vorigen senkrechte Furchung, die einen Kreisquadranten ausschneidet, der zur Terminalblüthe wird. Derselbe Process wiederholt sich dann im zweiten Theile, der hierdurch ebenfalls eine Blüthe ausgliedert, während das restirende Stück wie beim vorigen zur Grundlag für

1) K. Schumann, Untersuchungen über das Borragoid. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1889 pag. 75.

2) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss, 1890, pag. 300—319.

je ein Borragoid wird.“ Wie aus unseren Ausführungen und Figuren hervorgeht, können wir für Symphytum officinale ein solches, nach Schumann constantes Verhältniss nicht bestätigen. Besonders auf die auffallende Inconstanz in der Grösse der Anlage der Terminalblüthe, die Schumann nicht erwähnt, sei nochmals aufmerksam gemacht.

Ueber die Anlage des Doppelborragoids beim Vorhandensein von nur zwei Vorblättern in der Achsel der oberen Tragblätter sagt Schumann in seinem Werke über den Blüthenanschluss pag. 302: „Tritt das Doppelborragoid unmittelbar, ohne dass also an der Achse eine grössere Zahl von Laubblättern vorausgeschickt wird, aus der Blattachsel hervor, so wiederholen sich die Verhältnisse bei den Borraginaceen, welche ich schon gelegentlich bei Besprechung von Sedum hervorhob. Es entsteht in diesem Falle in der Achsel eines Laubblattes ein transversal gedehnter Vegetationskegel, der in Transversalstellung zwei seitliche Blätter erzeugt. In den Achseln derselben werden durch senkrecht zur langen Achse verlaufende Furchen zwei secundäre Primordien hervorgebracht. Dann dehnt sich die junge Infloreszenzanlage, ohne Zweifel einer vorwiegenden Wachsthumszunahme der Hauptachse entsprechend, auf der dorsalen Seite. Das Mittelprimordium, die Anlage der Terminalblüthe, wird durch diese differente Vergrösserung zwischen vorn und hinten im Querschnitte gleichschenklig dreiseitig und nun treten hinten, der grösseren Lücke entsprechend, zwei Sepalen auf, während vorn nur ein einziges die kleinere Kluft ausfüllt. Die zwei letzten Kelchblätter stellen sich dann in die Lücken auf den Langseiten des Primords. (Taf. VII Fig. 14.) Die so eigenthümliche, bis jetzt nicht ganz gewürdigte inverse Stellung der Terminalblüthe an derartigen, unmittelbar aus der Achsel des Blattes hervortretenden Doppelborragoiden wird also in zwei Fällen hier und bei Sedum durch die Gestalt des Blüthenprimordiums und offenbar in erster Linie durch die stattfindenden Wachsthumsprosse mechanisch bedingt.“

Unsere Darstellung und unsere Zeichnungen bestätigen diese Ausführungen Schumann’s, was Symphytum officinale betrifft, nicht in allen Stücken. Besonders gilt dies für die Ausgliederung der von Schumann als Primordien der Einzelborragoide bezeichneten Anlagen, von welchen wir nur das eine als Achselprodukt ansehen, während wir das andere als Ausgliederung der Terminalblüthe und das auf der Seite desselben befindliche Vorblatt als steril bezeichneten.

Betreffs der Anlage der Terminalblüthe sowie der Einzelborragoide haben wir wechselnde Verhältnisse beobachtet. Auf die Kelchanlage der Terminalblüthe werden wir im zweiten Theile dieser Untersuchungen einzugehen haben.

Nicht unerwähnt können wir hier die Ergebnisse der Untersuchung von Krauss[1]) lassen, der von den Borraginaceen die Gattungen Myosotis, Anchusa, Omphalodes, Cerinthe, Heliotropium und Borrago untersucht hat. Krauss unterscheidet drei Entwickelungstypen:

1. Die nackten Wickel von Heliotropium und Myosotis, wenigstens an kräftig wachsenden Knospen, sind Monopodien. Ein dick spatelförmiger Vegetationskegel entwickelt auf seiner Oberseite alternirend zwei Reihen von Blüthenachsen.

2. Monopodial angelegte Sympodien sind die Wickel der Echeveria-Infloreseenz und die vegetativen Achsen von Solanum nigrum und von Physalis.

3. Dichotomisch angelegte Sympodien sind die Inflorescenz von Solanum nigrum, Omphalodes und alle untersuchten beblätterten Wickeln.

Ueber die Ursache der Einrollung des Borragoids in jugendlichem Zustande, die zu den interessantesten Erscheinungen in der Morphologie gehört, sind sehr verschiedene Meinungen ausgesprochen worden.

Die Brüder L. und A. Bravais[2]) wollen die Einrollung durch den Achsenwinkel erklären, den die auf einander folgenden Merithallien mit den jeweilig vorausgehenden relativen Hauptachsen bilden. Dieselben meinen, dass jede Blüthe gegen ihr Tragblatt nach Maassgabe ihres Achsenwinkels hänge und dass, da sich diese Erscheinung stets wiederhole, die Reihe der auf einander folgenden Glieder sich einrollen nach ein und demselben Einrollungsplan.

Wydler,[3]) der diese Auffassung theilt, spricht sich folgendermaassen aus: „Eine Eigenthümlichkeit der reinen Wickel ist ihre anfängliche Einrollung in einer senkrechten Ebene, wobei die Vorblätter nach unten, die Blüthen nach oben gekehrt sind. Diese Einrollung wird theils durch den Winkel bewirkt, den die Glieder (Zweige) der Scheinachse vor ihrer Entfaltung unter sich bilden, theils

---

1) G. Krauss, Ueber den Aufbau wickeliger Verzweigungen, besonders der Inflorescenzen. Botanische Zeitung 1871 pag. 120—124.

2) L. et A. Bravais, Disposition des inflorescences. Annales des sciences naturelles seconde série, tome VII, pag. 295 et 296.

3) H. Wydler, Ueber die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Inflorescenzen. Flora 1851, pag. 310.

trägt dazu die zur Zeit der Knospenlage gegen die Spitze der Wickel hin stufenweise abnehmende Grösse ihrer einzelnen Glieder bei."

Döll[1]) bemerkt: „Der untere Theil der ursprünglich zu einander geneigten Blüthentheile bildet ein Sympodium, welches sich meistens mehr oder weniger streckt. Diese scheinbar gemeinschaftliche Hauptachse nimmt bei völliger Geradestreckung die Lage ein, welche eine die nicht gestreckten Wickel symmetrisch theilende Ebene bezeichnen würde und die noch nachfolgenden Knospen der weiteren Achsen krümmen sich zugleich aus Mangel an Raum abwärts und bringen dadurch die sogenannte skorpionsartige Gestalt der Enden des Blüthenstandes hervor."

Krauss[2]) ist der Ansicht, dass die stets nach oben geschehende Blüthenbildung es mit sich bringe, dass die Vegetationsspitze sich stets nur nach unten entwickeln könne und die spiralige Rollung der Hauptachse resultire.

Hieronymus[3]) meint in seiner Abhandlung über die Centrolepideen, die sich betreffs der Anlage des Blüthenstandes, wie die Borraginaceen verhalten sollen, dass die Theilblüthenstände von Heliotropium und Myosotis Sympodien seien, bei denen die jedesmalige Anlage einer neuen Seitenachse als Glied der Wickel ein bedeutend grösseres Stück verbrauche, als zur Bildung der je terminalen Blüthenanlage übrig bleibt, wobei der Scheitel der letzteren durch die neue Seitenachse schief gestellt werde.

Die Annahme, dass die Anlagen neuer Seitenachsen stets bedeutend grösser seien als die jeweiligen terminalen Blüthenanlagen, trifft für Symphytum officinale, wie aus unseren Ausführungen und Zeichnungen hervorgeht, nicht zu.

Čelakovský[4]) nimmt ebenso wie Magnus[5]) bei den Sphace-

---

1) J. Ch. Döll, Flora des Grossherzogthums Baden. 1859, pag. 774 und 775.

2) G. Krauss, Ueber den Aufbau wickeliger Verzweigungen, besonders der Inflorescenzen. Bot. Zeitung 1871, pag. 121.

3) G. Hieronymus, Beiträge zur Kenntniss der Centrolepideen. Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle Bd. XII, 3, 4, 1873.

4) L. J. Čelakovský, Ueber die Inflorescenzen der Borragineen. Sitzungsbericht der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der Königl. böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften, 1874. Referat in Just's botanischem Jahresbericht 1874, pag. 542 und 543.

5) P. Magnus, Zur Morphologie der Sphacelarieen nebst Bemerkungen über die Ablenkung des Vegetationspunktes der Hauptachse durch den nahe am Scheitel angelegt werdenden Tochterspross. Festschrift zur Feier des hundertjährigen Bestehens der Gesellschaft naturforschender Freunde. Berlin 1873. Referat in Just's bot. Jahresbericht 1873, pag. 235 und 236.

larieen als Ursache der Einrollung eine Ablenkung der Hauptachse durch den kräftig auswachsenden Achselspross an. Diese Hypothese, die sich mit der von Hieronymus deckt, scheint dem Verfasser nicht richtig zu sein, weil die Einrollung stets zu Stande kommt, wie gross auch die jungen, weite Schwankungen aufweisenden Anlagen am Vegetationskegel sein mögen.

Eichler[1]) tritt der Erklärung der Brüder L. und A. Bravais bei.

Kauffmann[2]) äussert sich über die Ursache der Einrollung in folgender Weise: „Ausser dem Einflusse, welchen die Lage der Theilungsebene des Vegetationskegels auf die Stellung der Blüthen übt, hat dieselbe für den Wickel auch noch eine andere wichtige Bedeutung; durch die Lage der Theilungsebene des Vegetationskegels wird nämlich die schneckenförmige Gestalt des Wickels bedingt.“

Goebel[3]) schliesst aus der Thatsache, dass die Einrollung immer in der Verticalen stattfindet, dass hier eine Beziehung zur Schwerkraft vorliege.

Vom Verfasser in dieser Beziehung angestellte Versuche fielen zwar negativ aus, doch da dieselben nicht in der Weise controllirt werden konnten, um zu einem einwandsfreien Resultat zu gelangen, so sind dieselben nicht als ausschlaggebend zu betrachten. Doch sei hier darauf aufmerksam gemacht, dass bei Silene dichotoma (Fig. 4 Taf. XV) z. B. die Einrollung der borragoidähnlichen Enden der Inflorescenzen nach Verarmung des Dichasiums nach aufwärts sich vollzieht.

In seiner Organographie der Pflanzen bezeichnet Goebel pag. 73 als biologischen Zweck der Einrollung den Schutz des embryonalen Gewebes. Diese Annahme kann man meiner Meinung nach schliesslich eher für die vorblattlosen, weniger dagegen für die Inflorescenzen mit Begleitblättern gelten lassen.

Der ideenreiche Schumann[4]) tritt in seinen Untersuchungen über das Borragoid pag. 76 der Annahme Goebel's über den Einfluss der Schwerkraft bei, meint aber pag. 77, es sei wohl nicht unwahrscheinlich, dass sich die Krümmung des Sprossgipfels auf den

1) A. W. Eichler, Blüthendiagramme 1875, I pag. 39.

2) N. Kauffmann, Ueber die Bildung des Wickels bei den Asperifolieen. Nouveaux mémoires de la société impériale des naturalistes de Moscou, tome XIII, livraison III, 1871, pag. 242.

3) K. Goebel, Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg II, 1882, pag. 415.

4) K. Schumann, Untersuchungen über das Borragoid. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1889.

Mangel an mechanischen Elementen zurückführen lasse. Auf der gleichen Seite bemerkt dann Schumann noch, dass das Borragoid nur ein specieller Fall der echten Wickel sei, dessen bedingende Ursache, wie er glaube, in der dichotomischen Theilung des Vegetationskegels, im Gegensatz zu der lateralen Ausgliederung bei den echten Winkeln, liege.

Hier sei nebenbei bemerkt, dass Schumann in seinen Beiträgen zur Kenntniss der Monochasien[1]) auch die ursächlichen Bedingungen für die Entstehung von Wickeln und Schraubeln behandelt, als welche er auch bei Abwesenheit von Begleitblättern die Contactverhältnisse ansieht.

Ich glaube nicht, dass sich die Verhältnisse auf so handgreifmechanische Weise erklären lassen.

Besonders beim Uebergang von rein dichasialen Inflorescenzen, wie z. B. bei Calceolaria rugosa und Silene dichotoma, zu Borragoiden resp. borragoidähnlichen Blüthenständen dürfte die Schumann'sche Hypothese keinen befriedigenden Aufschluss über die Ursache dieses Uebergangs geben.

Schumann spricht sich in seinen Untersuchungen über das Borragoid auch über den Zweck der Dorsiventralität aus und meint pag. 66: „Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese Dorsiventralität eine biologische Eigenthümlichkeit dieser Blüthenstände ist, welche die Bedeutung hat, die Blüthen in eine möglichst günstige Exposition zu bringen. Man könnte die Inflorescenzen dieser Art, da sie erst durch gewisse Stellungsänderungen einen Unterschied der Rücken- und Bauchseite hervortreten lassen, im Gegensatz zu den schon der Anlage nach dorsiventralen Organen mit dem Namen secundär-dorsiventral belegen.“

Urban[2]) nimmt an, dass, da die Masse, welche auf der Rückenseite des Sympodiums producirt werde, viel geringer sei als die der Oberseite, es nicht Wunder nehmen könne, wenn die Scheinachse sich nach jener Seite hin einrolle. „Auch ist es“, so fährt Urban fort, „sehr wohl denkbar, dass im Laufe der phylogenetischen Entwickelung die kräftigere Sympodialachse sich mit der Blüthe in die Vegetationsspitze theilt oder die Blüthe schon im jugendlichsten Stadium seitlich erscheinen lässt, und dass durch den Druck, welchen die jüngere eingerollte Partie der Inflorescenz auf den Rücken der älteren ausübt,

1) K. Schumann, Beiträge zur Kenntniss der Monochasien. Sitzungsber. d. Ak. d. Wiss., 1889, pag. 555—584.

2) J. Urban, Zur Biologie der einseitswendigen Blüthenstände. Ber. d. d. bot. Ges. 1885, pag. 424.

die auf die Rückseite fallenden Vorblätter hier und da entweder gänzlich unterdrückt oder zum seitlichen Ausweichen auf die Flanken gezwungen werden; sie erhielten dadurch zugleich die Fähigkeit, sich in die normale Lage zu Erde und Beleuchtung stellen zu können, wie die Stengelblätter."

Kerner von Marilaun[1]) schreibt: „An den wickelförmigen Blüthenständen des Beinwells, des Vergissmeinnichts und des Natternkopfes (Symphytum, Myosotis, Echium) und noch vieler anderer Asperifolieen kann man sehen, wie sich die Spindel jedes Mal so streckt und einstellt, dass die an die Reihe kommende Blüthe jene Lage erhält, in welcher sie von den anfliegenden Insecten am besten gesehen und am bequemsten erreicht werden kann, während die älteren Blüthen, deren Zeit vorüber ist und für welche der Insektenbesuch keinen Werth mehr hat, den eben aufblühenden aus dem Wege gehen und sich stets so stellen, dass sie den Zugang zu den neuen Blüthen desselben Blüthenstandes nicht versperren. An dieser Einstellung betheiligt sich nicht nur der Blüthenstiel, sondern auch die Spindel des ganzen Blüthenstandes, und es ist interessant, zu beobachten, wie selbst weit entfernte Stammtheile in Mitleidenschaft gezogen werden, und wie alle die verschiedenen Theile des Achsensystemes genau so weit gestreckt, gehoben, gesenkt und gekrümmt werden, als nothwendig ist, damit jede der an die Reihe kommenden Blüthen die günstigste Lage erhält." So ganz programmmässig geht es übrigens, wie man sich durch öfteres Beobachten überzeugen kann, gerade nicht immer zu.

Wie aus dieser Zusammenstellung der verschiedenen Ansichten, die zum Theil auch auf unrichtigen Beobachtungen beruhen, hervorgeht, ist alles, was nur irgendwie mit der Erscheinung des Einrollens in Verbindung gebracht werden kann, zur Erklärung derselben herangezogen worden. Diese Thatsache beweist einestheils, wie sehr das Phänomen die Botaniker stets interessirt hat, wie schwierig es aber auch ist, eine irgendwie befriedigende Erklärung zu finden. Verf. hat bei Symphytum officinale den Eindruck gewonnen, dass hier die Verhältnisse eine Rolle spielen dürften, die bei den Verwachsungen der Vorblätter, der Anwachsung der oberen Tragblätter und ihrer Achselsprosse nach seiner Ansicht bedingend mitwirken (vgl. pag. 97). Es ist hierbei nicht ausser Acht zu lassen, dass eine verhältnissmässig späte Ausbildung der mechanischen Elemente der rasch wachsenden Inflorescenzen zu constatiren ist. Auch spricht die grosse Inconstanz

---

1) Anton Kerner von Marilaun, Pflanzenleben, 1890, I pag. 702.

bei Anlage der jungen Doppelborragoide für den Einfluss der angedeuteten Factoren.

Betont sei hier übrigens noch einmal, dass die Annahme Goebel's nicht richtig ist, dass bei Symphytum officinale der Vegetationskegel bereits vor der Ausgliederung der ersten Blüthen eingerollt ist.

Bevor wir auf die Frage über die Natur des Borragoids eingehen, wollen wir noch kurz die Entwickelung der Inflorescenz von Cerinthe minor, deren Blüthenstand bekanntlich den Typus eines Borragoids mit Begleitblättern darstellt, verfolgen. In der Stellung der letzteren sieht Schumann ein ausschlaggebendes Moment für die Entscheidung der Natur des Blüthenstandes. Die morphologischen Verhältnisse von Cerinthe minor seien hier als bekannt vorausgesetzt. Bemerkt sei nur, dass auch bei Cerinthe minor die Terminalblüthe der Doppelborragoide das eine Mal an der Theilungsstelle der Einzelborragoide sich befindet, das andere Mal an einem der letzteren emporgewachsen ist. Im Uebrigen geht die Entwickelung der Inflorescenz bedeutend langsamer vor sich wie bei Symphytum officinale.

Die Fig. 17 Taf. XI stellt ein junges Borragoid aus der Achsel eines Tragblattes aus der ungefähren Mitte einer primären Achse dar, welches bereits zwei Blüthen ausgegliedert hat. Wir sehen deutlich, dass 1. die Begleitblätter Br^1, Br^2 und Br^3 an der Theilungsstelle des Primordiums auftreten, und 2. dass dieselben bereits bei ihrer Entstehung rechts und links von der Mittellinie der jungen Inflorescenz stehen.

Wir haben nun die vielumstrittene Frage zu erörtern, als was ist der typische Blüthenstand der Borraginaceen aufzufassen? Betreffs der Natur desselben stehen sich zwei Ansichten gegenüber; nach der einen ist das Borragoid seiner Natur nach ein Wickel oder nach der Auffassung älterer Botaniker eine Schraubel, nach der andern eine dorsiventrale Traube resp. Aehre. Für den sympodialen Charakter treten de Candolle, L. und A. Bravais, Wydler, Döll, Wretschko, Eichler, Warming, Pedersen, Kauffmann, Hieronymus, Urban, Čelakovský und Schumann ein, für den monopodialen M. Turpin, Schleiden und Goebel. Krauss hält die Borraginaceeninflorescenzen mit Begleitblättern für Sympodien, die nackten für Monopodien, ein Unterschied, den die Entwickelungsgeschichte nicht bestätigt. Die vorliegende Frage haben wir nach meiner Meinung sowohl vom ontogenetisch-anatomischen, wie vom phylogenetischen Standpunkte aus zu behandeln. Die Phylogenie ist, so lückenhaft sie auch sein mag, und wie sehr sie auch noch vielfach

des Beweises ermangelt, bei Beurtheilung von derartigen Fragen wohl zu berücksichtigen.

Zunächst müssen wir uns indes darüber aussprechen, wie wir monopodiale und sympodiale Blüthenstände unterscheiden. Goebel, dessen Angaben über Symphytum officinale in seiner bereits öfter erwähnten wichtigen Arbeit über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse allerdings als nicht ganz zutreffend bezeichnet werden mussten, drückt sich in der vorliegenden Frage pag. 416 in folgender Weise aus: „Es ergibt sich mit aller Bestimmtheit, dass die Inflorescenz nicht einen Vegetationspunkt besitzt, der sich jeweils zur Blüthe umwandelt und dann als Achselspross einen Vegetationspunkt trägt, der sich geradeso verhält, wie der erste. Die Inflorescenz von Anchusa hat vielmehr, wie die von Symphytum, nur einen einzigen apicalen, während des ganzen Wachsthums der Inflorescenz functionirenden Vegetationspunkt. Die Achse derselben ist also kein Sympodium, sondern ein Monopodium, ein gewöhnlicher Zweig, der sich von andern nur durch seine eigenthümliche Verzweigungsweise unterscheidet."

Vergessen wir indes nicht, uns hier daran zu erinnern, dass die Natur auch hier keinen Schematismus kennt und dass der Unterschied von monopodialer und sympodialer Verzweigung nur ein quantitativer ist. In der Natur kann der gleiche Zweck auf verschiedene Weise erreicht werden und es ist nach meiner Meinung wohl nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob die eine Art der Verzweigung sich aus der anderen entwickelt hat oder ob beide sich unabhängig von einander entwickelt haben. Wir sind zwar geneigt, die sympodiale Verzweigung von der monopodialen phylogenetisch abzuleiten. Bei Symphytum officinale sehen wir bei Ausgliederung der Doppelborragoide monopodiale und sympodiale Verzweigung in allen Abstufungen neben einander vorkommen, während die sogenannte Dichotomie in diesem Falle den Uebergang von den ersteren zur letzteren oder umgekehrt darstellt. Auch bei den Solaneen Browallia, Salpiglossis und Schizanthus habe ich ganz ähnliche Verhältnisse beobachtet, so dass es auch bei diesen mitunter sehr schwer fällt, zu sagen, welche Art der Verzweigung vorliegt. Warming u. A. haben dies bereits hervorgehoben und betont, dass gabelige Theilung eines Achsenendes und Anlegung lateraler Nebenachsen unter den gleichen Gesichtspunkt fallen und nur quantitativ verschieden sind. Warming[1]) bemerkt darüber: „In anderen Fällen rückt die Knospenbildung so weit auf die Stengel-

1) Just's botanischer Jahresbericht, 1873, pag. 231.

spitze hinauf oder so weit nach deren Mittellinie hinein, dass Zellen des Vegetationspunktes in Mitleidenschaft gezogen werden; eine „Theilung“ findet dann statt und endlich kann die Knospenbildung so weit hineinrücken, dass die Theilungsebene zwischen dem Vegetationspunkte der Knospe und dem Vegetationspunkte des Muttersprosses in das Centrum dieses letzteren fällt; dieser Fall muss aber dann so aufgefasst werden, dass eine Dichotomie stattgefunden hat, der alte Vegetationspunkt ist zu Grunde gegangen, weil das Centrum des lebhaftesten Wachsthums in relative Thätigkeit übergegangen ist und zwei neue Vegetationspunkte entstanden, beide excentrisch, relativ zum alten.“

Echte Dichotomie, sowie alle Uebergänge zwischen dieser und der lateralen Verzweigung finden sich nach Warming's Ausführungen auch bei den Wickeln der Asperifolien; er bemerkt pag. 232: „Es gibt die allmählichsten Uebergänge zwischen lateraler Verzweigung unterhalb des Vegetationspunktes, von diesem durch zwischenliegende Blätter getrennt, und wahrer Dichotomie.“

Schumann[1]) meint allerdings in seinen Beiträgen zur Kenntniss der Monochasien: „Gehen wir auf die ontogenetische Definition der Monochasien zurück, so stellen dieselben ein Sprosssystem dar, in welchem die Achse I. Ordnung geschlossen wird und die Achse II. Ordnung die Fortführung derselben übernimmt; auch diese ist in ihrer Entwickelung begrenzt und überträgt die Fortsetzung des Systems auf die Achse III. Grades u. s. f. Da nun zwischen einer Achse I. Ordnung und der II. Ordnung ein Uebergang undenkbar ist, so kann ein jedes Sprosssystem, bei den Phanerogamen mit geschlossenen Knospen wenigstens, nur entweder ein Monopodium oder ein Sympodium sein; tertium non datur.“

In seinen Untersuchungen über das Borragoid meint der gleiche Autor[2]) allerdings: „Unbeschadet für die wissenschaftliche Genauigkeit könnte man dann vielleicht der Kaufmann'schen Vorstellung Raum geben, dass neben der monopodialen und sympodialen Verzweigung in den Blüthenständen noch eine dritte Form, die dichotomische, vorkommt.“

Nach meiner Erfahrung und Ansicht ist die absolute Form der Verzweigung und die Grösse der jungen Anlage nicht immer allein mass-

---

1) K. Schumann, Beiträge zur Kenntniss der Monochasien. Sitzungsberichte der Kgl. preussischen Akademie der Wissenschaften, 1899, pag. 573.

2) K. Schumann, Untersuchungen über das Borragoid. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1899, pag. 75.

gebend für den späteren Habitus, sondern sehr häufig scheint der Umstand eine grosse Rolle zu spielen, wo sich die jüngsten lebenskräftigsten, gleichsam ein Attractionscentrum für den Säftestrom darstellenden Zellen sich befinden. Bei Physalis, Browallia und anderen Solaneen z. B. haben wir in der Regel ganz typische sympodiale Anlage der Inflorescenzen und doch kommt schliesslich die bekannte, später von einer monopodialen Achse anatomisch nicht zu unterscheidende Scheinachse zu Stande.

Nachdem wir gesehen haben, dass die oben aufgestellte Definition für die Unterscheidung monopodialer und sympodialer Inflorescenzen zwar nur in typischen Fällen zutrifft, wollen wir bei dem Blüthenstande von Symphytum officinale von dem oben angedeuteten Gesichtspunkte aus auf die thatsächlichen Verhältnisse kurz eingehen und die Frage zu entscheiden suchen, ob wir das Borragoid nach der üblichen Definition zu den monopodialen oder zu den sympodialen Inflorescenzen zu rechnen haben. Zunächst sei auf unsere Ausführungen und Zeichnungen verwiesen und nochmals darauf aufmerksam gemacht, dass die Resultate unserer entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung sich nicht mit denjenigen von Goebel decken. Wir haben gesehen, dass von einem apicalen Vegetationskegel, auf dessen Rücken die jungen Blüthen hervorsprossen, nicht die Rede sein kann. Besonders am Schlusse älterer, nur noch langsam wachsender Inflorescenzen beobachten wir Verhältnisse, wie die Fig. 3 Taf. XI zeigt, welche wenig Aehnlickeit mit typischen monopodialen Inflorescenzen haben und bei welchen die Angaben von Goebel und Krauss über die Massigkeit des Vegetationskegels im Verhältnis zu den jungen Blüthen wohl nicht zutreffen. Diesen Grössenverhältnissen am Ende der Inflorescenzen ist überhaupt kein grosses Gewicht beizulegen, da dieselben sehr wechselnd sind.

Auch unsere Ausführungen über die gewöhnliche, typische Entwickelung der beiden Borragoide pag. 64, wobei das eine als Achselprodukt des α-Vorblattes, das andere als Ausgliederung der Terminalblüthe aufgefasst, während das β-Vorblatt als steril bezeichnet wurde, sprechen für die sympodiale Natur der Borraginaceeninflorescenz.

Das Entscheidende ist für unsere Frage die Art der Anlage der jungen Blüthen.

Wenn Goebel[1]) meint, dass eine der beiden entscheidenden Fragen sei: Ist dieser dorsiventrale Bau schon von Anfang an vor-

1) Flora 1889, pag. 82.

handen oder entsteht derselbe nur durch nachträgliche Modification eines Wickels, ist also eine secundäre Erscheinung, so zeigen unsere Figuren deutlich, dass von einem dorsiventralen Bau des Vegetationskegels im Sinne von Goebel vor und bei der Ausgliederung von Blüthen nirgend die Rede sein kann.

In seinen Untersuchungen über die Verzweigung dorsiventraler Sprosse spricht Goebel pag. 412 ferner die Ansicht aus, dass diejenigen Schriftsteller, welche die Infloreseenz durch jeweilige Dichotomie [1]) des Vegetationskegels entstehen lassen, versäumt haben, zu erklären, wie es kommt, dass schon die allerjüngsten Blüthen vor ihrer Entstehung an die oben erwähnte Stellung zeigen, und dass die hauptsächlichste Veränderung der Anlage gegenüber in der Streckung derjenigen Theile der Infloreseenzachse bestehe, die zwischen den einzelnen Blüthen liegen, mit anderen Worten den Internodien der ersteren.

Ohne hier auf die Vorgänge bei der Streckung der Scheinachse einzugehen, möchte ich auf die von mir beschriebene Infloreseenzentwickelung von Calceolaria hybrida und C. rugosa verweisen, bei welchen Scrophulariaceen [2]) bei der Verarmung des Dichasiums von Internodien im Sinne von Goebel sicherlich nicht die Rede sein kann und wo ebenfalls eine Scheinachse ähnlich der von Symphytum officinale zu Stande kommt. Auch der Längsschnitt durch ein junges Borragoid, den die Fig. 5 Taf. XV darstellt, zeigt deutlich, dass Blüthe an Blüthe, ohne jeden Zwischenraum steht und dass hier von Internodien nicht die Rede sein kann.

An einem solchen Längsschnitt zeigt uns ferner die Gruppirung der Zellen deutlich, dass wir hier von keinem dorsiventralen Bau des Vegetationskegels[3]) sprechen können. Diese Zellengruppirung ist analog derjenigen, wie sie DB^1 und A bei der Fig. 4 Taf. XII zeigen und wie wir sie bei typischer, sympodialer Verzweigung beobachten. Auch Warming hat in seiner Fig. 25 Taf. VIII die typischen, analogen Verhältnisse für Tiaridium indicum klar wiedergegeben. Bei der bereits erwähnten Calceolaria rugosa und hybrida liegen die Verhältnisse in dieser Beziehung so klar, dass über den Ort, wo der Vegetationskegel sich befindet, kein Zweifel entstehen kann.

Für die wickelartige Natur des Borragoids mit Begleitblättern

---

1) Vgl. pag. 72.

2) Fr. Muth, Zur Entwickelungsgeschichte der Scrophulariaceenblüthe. Fünfstück's Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1899, pag. 253—257.

3) Vgl. auch die schematische Fig. 6 Taf. X, sowie pag. 66.

fordert Schumann in seinen Untersuchungen über das Borragoid pag. 67 eine rechtwinkelige Stellung von Deck- und Vorblättern zu einander und zweitens Verlauf der Furchung, welche einen neuen Vegetationskegel herstellt und eine jüngste Blüthe abscheidet, durch die Mediane des Deckblattes. Wir haben, wie dies die Fig. 17 Taf. XI zeigt, bei Cerinthe minor die beiden Bedingungen erfüllt gesehen, so dass auch diesen mehr schematischen Forderungen für die sympodiale Natur des Blüthenstandes Genüge geleistet ist.

Nachdem wir so gesehen haben, dass die ontogenetisch-anatomischen Verhältnisse nicht zu Gunsten der Goebel'schen Annahme einer monopodialen, dorsiventralen Achse, sondern vielmehr für die sympodiale Natur des Borraginaceenblüthenstandes sprechen, wollen wir noch kurz auf die Phylogenie dieser Inflorescenzen eingehen. Wie Goebel selbst hervorgehoben hat, ist wohl kein Zweifel daran, dass das typische Borragoid aus dichasialen Blüthenständen sich entwickelt hat. Es fragt sich jetzt nur noch, ob wir Beispiele haben, welche uns diese Ansicht bis zu einem gewissen Grade bestätigen. Sehr hübsch sehen wir z. B. einen solchen Uebergang einer dichasialen Inflorescenz zu einer borragoidähnlichen bei der bereits öfters erwähnten Calceolaria rugosa und hybrida, bei welch' ersterer man hin und wieder bei den ersten Blüthen der borragoidähnlichen Inflorescenz auch noch eine Anzahl von Begleitblättern, in ähnlicher Stellung, wie bei den Borraginaceen, findet. Auch bei der Borraginacee Mertensia sibirica sieht man Uebergänge vom Dichasium zum Borragoid. Ebenfalls erwähnungswerth scheinen mir hier die Verhältnisse von Silene dichotoma (Fig. 4 Taf. XV) zu sein, bei welcher wir gleichfalls einen Uebergang vom reinen Dichasium zu einer, in jugendlichem Zustand borragoidähnlichen Inflorescenz beobachten, nur mit dem Unterschied, dass sich hier die jüngsten Blüthen auf der oberen und nicht auf der unteren Seite der Scheinachse befinden. Diese wenigen Beispiele, die sich jedenfalls noch vermehren lassen, berechtigen uns zur Annahme, dass nahe, phylogenetische Beziehungen zwischen dem Dichasium und dem typischen Borragoid existiren. Verfasser gelangt somit sowohl vom ontogenetisch-anatomischen, wie vom phylogenetischen Standpunkte aus zur Ansicht, dass der Blüthenstand von Symphytum officinale nicht als zu den monopodialen, sondern nach der üblichen Eintheilung als zu den sympodialen gehörig, dem Wickel nahe verwandt zu bezeichnen ist, wie das wohl auch von den meisten Botanikern bisher geschehen ist.

II. Die Entwickelung der Blüthe.

Nachdem wir die Entwickelung des Blüthenstandes von Symphytum officinale untersucht haben, wollen wir nun die Entwickelung der Blüthe selbst verfolgen. Da der Verfasser bei den Scrophulariaceen[1]) nirgend eine Varianz in der Ausgliederung der Kelchblätter in den von Schumann angegebenen Fällen hatte constatiren können, so war derselbe, da Schumann bei Symphytum officinale ebenfalls einen Wechsel in der Anlagefolge der Sepalen angibt, besonders bemüht, die diesbezüglichen Verhältnisse genau zu studiren. Der Blüthenstand von Symphytum officinale ist ein sehr günstiges Object, den Einfluss der Contactverhältnisse auf die Ausgliederungsfolge der jungen Organe der Blüthe zu beobachten. Denn die Contactbedingungen welchseln hier, wie ein Blick auf unsere Figuren zeigt, in bestimmter Weise.

Wir haben bei einem Doppelborragoid, was die Entwickelung des Kelches betrifft, nach den räumlichen Verhältnissen viererlei Blüthen zu unterscheiden.

1. Die Schlussblüthe des Doppelborragoids.
2. Die beiden ersten seitlichen Blüthen.
3. Die Blüthen rechts von der das Einzelborragoid halbirenden verticalen Ebene.
4. Die Blüthen links von dieser Ebene.

Auf die Kelchanlage der Terminalblüthe der primären Achse werden wir besonders einzugehen haben (vgl. auch unsere Ausführungen p. 67—69).

Was nun die Entwickelung der Kelchblätter der Terminalblüthe betrifft, so ist in erster Linie zu bemerken, dass die Reihenfolge der Anlage derselben nicht constant ist, dass dieselbe vielmehr abhängig ist von der Zeit und der Art und Weise der Ausgliederung, sowie von der Form der beiden seitlichen Anlagen. Die Fig. 11 Taf. X zeigt uns die Anlage des Kelches einer Terminalblüthe: S^1 wird hinten links, S^2 vorn, S^3 hinten rechts, S^4 vorn rechts angelegt, während S^5 erst sehr spät ausgegliedert wird, da die junge Blüthe links bei Anlage der übrigen vier Sepalen noch nicht genügend abgetrennt ist. Anders gestaltet sich die Kelchanlage der Schlussblüthe bei dem jungen Doppelborragoid, das die Fig. 12 Taf. X darstellt. Hier entsteht S^1 vorn, S^2 hinten, S^3 links, S^4 und S^5 zuletzt rechts. Wiederum verschieden davon sind die Verhältnisse, die wir in Fig. 8 Taf. X sehen; hier ist das erste Kelchblatt hinten links, das zweite vorn seitlich rechts, das dritte hinten seitlich rechts, das vierte und fünfte sind vorn und

---

1) Fr. Muth, Zur Entwickelungsgeschichte der Scrophulariaceenblüthe. Fünfstück's Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1899, pag. 266—271.

seitlich links gerade wahrnehmbar. Bei diesem Präparat ist das andere Borragoid entfernt. In der Fig. 11 Taf. XI sehen wir ein junges Doppelborragoid aus dem obersten Theil einer primären Hauptachse. Das erste Kelchblatt erscheint auf der linken Seite, das zweite in der Mitte hinten, das dritte auf der vorderen Seite; die übrigen Sepalen sind noch nicht mit Sicherheit nachweisbar. Bei Fig. 12 Taf. XI ist bei der Terminalblüthe Tb^1 das erste Sepalum hinten. das zweite vorn angelegt. Sehr interessant sind die Verhältnisse, welche Fig. 1 Taf. XI darstellt. Wir sehen ausser der Gipfelblüthe der primären Hauptachse Tb die Schlussblüthen von zwei Doppelborragoiden Tb^1 und Tb^2, welche bereits ihre Kelche angelegt haben. Bei Tb^1 befindet sich S^1 rechts, S^2 links, S^3 ebenfalls links, S^4 vorn und S^5 ist hinten als kleiner, saumartiger Hügel gerade bemerkbar; die Krone und die Staubgefässe sind bei dieser Blüthe bereits vorhanden. Eine eigenthümliche Form weist die Terminalblüthe Tb^2 des andern Doppelborragoids auf, bei welcher die vier ersten Kelchblätter vorhanden sind, während das fünfte noch gar nicht sichtbar ist. Es unterliegt wohl keinem Zweifel und unsere Abbildungen machen dies jedenfalls sehr wahrscheinlich, dass bei dieser Varianz in der ersten nachweisbaren Ausgliederung des Kelches der Gipfelblüthe der Doppelborragoide die bereits oben erwähnten Contactverhältnisse eine wichtige Rolle spielen; eine andere Erklärung für die Erscheinung der Varianz konnte Verfasser nicht finden. Die Verhältnisse sind besonders an den obersten Inflorescenzen so auffallend variirend. Die folgende kleine Tabelle gibt nochmals ein Bild über die Mannigfaltigkeit der beschriebenen Fälle. Die Terminalblüthe Tb^2 der Fig. 1 Taf. XI blieb unberücksichtigt, weil es nicht gelang, die Reihenfolge der Entstehung der Sepalen mit Bestimmtheit zu constatiren.

	Fig. 11 Taf. X	Fig. 12 Taf. X	Fig. 8 Taf. X
S^1	hinten links	vorn	hinten links
S^2	vorn	hinten	seitlich rechts
S^3	hinten rechts	seitlich links	hinten rechts
S^4	vorn rechts	seitlich rechts	vorn links
S^5	seitlich links	seitlich rechts	seitlich links

	Fig. 11 Taf. XI	Fig. 12 Taf. XI	Fig. 1 Taf. XI
S^1	seitlich links	hinten	seitlich rechts
S^2	hinten	vorn	seitlich links
S^3	vorn	—	seitlich links
S^4	—	—	vorn
S^5	—	—	hinten.

Nicht unerwähnt soll hier bleiben, dass man allerdings sehr viele junge Inflorescenzen studiren muss, um über diese Ausgliederung der Sepalen Sicherheit zu erlangen.

Wir kommen jetzt zur Kelchanlage der beiden ersten seitlichen Blüthen; hier sah ich bei den Präparaten der unteren terminalen[1]) Seitensprosse S^1 stets hinten an der Achse entstehen, was bei den räumlichen Verhältnissen leicht erklärlich ist. (Vgl. die Fig. 8, 11, 12 Taf. X und Fig. 11 Taf. XI.)

Die Anlage der übrigen Kelchblätter war, soweit ich constatiren konnte, folgende: S^2 vorn rechts, S^3 hinten links, S^4 hinten rechts und S^5 vorn links. (Vergl. die Fig. 11 Taf. X.) Die zeitliche Ausgliederung war bei den einzelnen Borragoiden verschieden; im Allgemeinen erfolgt dieselbe ziemlich spät. Nicht ganz so regelmässig, wie bei den unteren terminalen Seitensprossen, scheint die Kelchanlage bei den oberen zu erfolgen, wie dies an der Fig. 1 Taf. XI ersichtlich ist. Hier folgt dieselbe wahrscheinlich den sehr wechselnden Contactverhältnissen.

Was nun die Kelchanlage der Blüthen unserer dritten Gruppe betrifft, so sei zunächst auf die Fig. 14 Taf. X verwiesen; von den jungen Blüthenkörpern hat der rechte $B^{II\,r}$ eine ungefähr dreieckige Gestalt, während der linke $B^{II\,l}$ mehr die Form eines Trapezes hat, dessen rechter Schenkel bedeutend länger ist als der linke. Die Kelchblätter entstehen an den Ecken und zwar in vorliegendem Falle S^1 oben und S^2 unten an den inneren Ecken, S^3 wird an der Ecke hinten, S^4 und S^5 in der Mitte seitlich angelegt. Wie weit hier eine Varianz stattfindet, vermag ich nicht zu entscheiden. In späteren Stadien, d. h. bei älteren Borragoiden, werden die Sepalen in der Regel, soweit ich constatiren konnte, quincuncial S^1 vorn angelegt.

Bei den unteren Blüthen, d. h. denen unserer vierten Gruppe, ist die letztere Ausgliederungsweise fast stets zu beobachten; S^1 wird aussen, S^2 innen oben, S^3 aussen, S^4 unten gegen die jungen Anlagen, S^5 oben gegen die älteren Anlagen ausgegliedert; hin und wieder sieht man indes die beiden ersten Kelchblätter unten und das dritte oben in der Ecke entstehen. Auch hier sind also die Verhältnisse nicht ganz regelmässig und richten sich, wie mir scheint, nach den Contactverhältnissen. Alle die erwähnten Unregelmässigkeiten erklären auch die in der Litteratur sich so häufig widersprechenden Angaben über die Homo- und Antidromie von Blüthen und Blüthensprossen.

1) Vgl. pag. 60.

Wir haben nun noch auf die Ausgliederung des Kelches der Gipfelblüthe der primären Achse, deren erste Anlage bereits pag. 67 und 68 behandelt wurde, einzugehen. Es wurde dort bereits betont, dass bei deren Anlage eine grosse Verschiedenheit in Betreff der Grösse der jungen Blüthe zu beobachten ist, die bis zur vollständigen Verkümmerung derselben führen kann, während man anderseits hin und wieder auch einen sechsblätterigen Kelch beobachtet.

Wohl ausgebildete Gipfelblüthen primärer Achsen sehen wir in der Fig. 1 u. 2 Taf. XI. Bei der letzteren sind bereits drei Sepalen deutlich sichtbar. Soweit die Grösse derselben einen Schluss auf ihre Entstehungsfolge zulässt, so scheinen die beiden Kelchblätter rechts und links zuerst ausgegliedert zu sein, während das hintere kleine zuletzt hervorgetreten ist.

Die Terminalblüthe *Tb* in der Fig. 1 Taf. XI zeigt S^1 rechts, S^2 links, S^3 oben rechts, S^4 hinten rechts; das fünfte Kelchblatt, das ebenfalls hinten sich befindet, ist bei dieser Lage des Präparates nicht sichtbar. Die Kelchanlage der Gipfelblüthe der primären Achse ist, wie mir scheint, in besonders auffallender Weise von den vorhandenen Contactverhältnissen abhängig.

Die Ausgliederung der Krone erfolgt, entsprechend der Transformation des Blüthenbodens, durch die Anlage der Kelchblätter. Diese Transformation erfolgte hier nicht so gleichmässig und auf einmal, wie dies bei den untersuchten Scrophulariaceen [1]) in der Regel der Fall war, sondern mehr allmählich, der Anlage des Kelches folgend.

Die Ausgliederung der Stamina ist weiten Schwankungen unterworfen, hauptsächlich betreffs der Grösse der jungen Anlagen, wie die Figg. 1, 13 und 14 Taf. XI zeigen. Besonders ist in der letzteren Figur der Unterschied in dem Umfange der jungen Staubgefässe, die absteigend angelegt zu sein scheinen, sehr auffallend.

Es wurden indes auch Fälle beobachtet, in denen die zwei unteren Stamina vor den übrigen wahrzunehmen waren; doch ist diesen Dingen keine grosse Bedeutung beizulegen, da auch anderwärts bei Ausgliederung des Androeceums weite Schwankungen zu beobachten sind.

Die Carpiden, deren erste Ausgliederung bei Symphytum officinale schwer zu verfolgen ist, werden ziemlich spät angelegt. Dieselben treten in Form zweier halbmondförmiger, ziemlich nahe bei

1) Fr. Muth, Zur Entwickelungsgeschichte der Scrophulariaceenblüthe. Fünfstück's Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1899, pag. 283 und 284.

einander stehender, in der Mitte jedoch etwas von einander getrennter, dicker Hügel auf. Die Form des Blüthenbodens ist zur Zeit der Carpidenanlage eine ziemlich unregelmässige. Fig. 15 Taf. XI zeigt einen Querschnitt durch eine junge Blüthe der Kategorie 3 nach Anlage der Fruchtblätter; Fig. 16 Taf. XI stellt eine junge Blüthe von Cerinthe minor dar, bei welcher die Verhältnisse bei Ausgliederung der Carpiden analog denjenigen von Symphytum officinale, dabei jedoch leichter zu verfolgen sind. Häufig sieht man ganz regelmässige Verhältnisse; nicht selten aber zeigt, wie soeben bemerkt, der Blüthenboden Unregelmässigkeiten in der Form und in der Richtung der Fruchtknotenhöhlung, d. h. verschiedene Orientirung derselben im Verhältniss zur langen Achse der Blüthe.

Die Entwickelung der Blüthe der Borraginaceen ist von Payer[1]) und von Schumann[2]) studirt worden. Der erstere hat Borrago officinalis als Untersuchungsobject verwendet. Es seien hier nur ganz kurz die wichtigsten uns hier interessirenden Ergebnisse Payer's hervorgehoben. Die Kelchblätter entstehen in quincuncialer Reihenfolge. Die Blumenblätter erscheinen alle auf einmal, mit den Sepalen alternirend und vollständig für sich getrennt, erst viel später unter sich verwachsend. Die nach Ausgliederung der Petalen zugleich erscheinenden Stamina sind den Kelchblättern superponirt, zuerst vollständig unter sich frei und ohne jeden Zusammenhang mit der Corolle.

Der Fruchtknoten setzt sich ursprünglich aus zwei halbmondförmigen Hügeln zusammen, die sich an ihren Enden zu berühren trachten. Der eine derselben ist dem zweiten Sepalum superponirt, während der andere mit dem ersten und dritten Kelchblatt alternirt.

Schumann hat in seinem Werke über den Blüthenanschluss Cerinthe, Anchusa und Symphytum untersucht, wie bereits im ersten Theil pag. 73 und 74 erwähnt wurde. Er gibt dort für die Terminalblüthe der Doppelborragoide der oberen Tragblätter mit nur zwei Vorblättern bei diesen drei Borraginaceen an, dass an der auf dem Querschnitt gleichschenkelig-dreiseitigen Blüthe hinten zwei und vorn ein Kelchblatt auftreten.

Wie wir, allerdings nach Untersuchung sehr vieler junger Doppelborragoide, gezeigt haben, trifft diese Darstellung nicht stets zu,

---

1) J. B. Payer, Traité d'organogénie comparée de la fleur, texte pag. 546—549, atlas pl. 112.

2) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss, 1896, pag. 301—307.

womit ich jedoch nicht behaupten will, dass die Angaben Schumann's überhaupt unrichtig sind.

Schumann betont dann noch pag. 308, dass bei Symphytum zuweilen eine Abänderung in der Kelchanlage bemerkt werde. Er gibt in Fig. 15 Taf. VII eine Darstellung eines solchen Falles, wie er auch von Goebel in Fig. 32 Taf. XII dargestellt ist. Verf. hat, wie bereits pag. 88 bemerkt, bei den Blüthen der beiden letzten Kategorien diesen Fall im Verhältniss zur gewöhnlichen quincuncialen Anlage der Sepalen selten beobachtet.

Wie bereits am Anfang dieser Arbeit betont wurde, sollte die blüthenentwickelungsgeschichtliche Untersuchung besonders zur Prüfung der Contactverhältnisse und des Einflusses derselben auf die Ausgliederung neuer Anlagen dienen. Wenn wir mit Winkler[1]) die Frage aufwerfen, ob die Raumverhältnisse Einfluss auf die Blattbildung des Scheitels, in diesem Falle des Scheitels der Blüthe, haben, so müssen wir dieselbe für Symphytum officinale bejahen. Wie wir bei unserer Untersuchung gesehen und wie unsere Figuren zeigen, können wir uns bei dem auffallenden Wechsel in der Gestalt der Primordien und in der Ausgliederung der Kelch- und Staubblätter des Eindrucks nicht erwehren, dass diese Varianz durch die Contactverhältnisse bedingt sei.

Diese Thatsache veranlasst mich, auf einige von Winkler in seinen Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen ausgesprochene Ansichten etwas näher einzugehen. Winkler sagt pag. 18: „Wir müssen es also als morphologisch gegeben ansehen, dass die neuen Organe am Scheitel in einer ganz bestimmten, für jede Pflanze specifischen und im Allgemeinen wohl constanten Verticalentfernung von der Spitze des Vegetationspunktes auftreten. Wahrscheinlich hängt diese Thatsache damit zusammen, dass die Zellen ein gewisses Alter erreicht haben müssen, um befähigt zu sein, Centrum eines Neubildungsherdes zu werden.“ Diese Annahme Winkler's trifft bei Symphytum officinale nicht zu. Auch bei anderen, mir bekannten, wickeligen Infloresceuzen ist dies nicht der Fall. Wir sehen im Gegentheil, dass alle Uebergänge von der Bildung regelrechter, von der Spitze des Vegetationskegels ziemlich weit entfernter Achselknospen bis zur dichotomieähnlichen Ausgliederung junger Anlagen vorkommen, also in keiner Weise irgendwie die von Winkler angenommene Gesetzmässigkeit eingehalten wird. Besonders die Vorgänge bei der

1) Hans Winkler, Untersuchungen zur Theorie der Blattstellungen. Jahrbücher für wissensch. Bot., 1901, pag. 47.

Ausgliederung der Terminalblüthe der primären Hauptachse bei Symphytum officinale sprechen gegen die Ansicht Winkler's.

Einer der wichtigsten Sätze und die Voraussetzung für die mechanische Blattstellungshypothese überhaupt ist die Annahme Schwendener's, dass jeder Punkt am Vegetationskegel die Fähigkeit besitzt, das Centrum einer neuen Anlage zu werden.

Diese Hypothese wird von Winkler bestritten. Er bemerkt pag. 27 über die Streitfrage: „Wir kommen daher mit Nothwendigkeit zu der Annahme, dass aus inneren — vorläufig nicht weiter analysirbaren — Gründen nur ganz bestimmte Punkte des Scheitelumfanges bestrebt sind, Centren für Neuanlagen zu werden, während — wiederum aus inneren Gründen — ganz bestimmten anderen Punkten das Bestreben und vielleicht auch die Fähigkeit dazu abgeht. Mit anderen Worten, es ist keineswegs ein jeder Punkt der Neubildungszone eines Vegetationskegels dem anderen gleichwerthig, nicht alle können Centren neuer Bildungsherde werden.“

Wie unsere Figuren und Ausführungen beweisen, ist die Ansicht Winkler's in ihrer Generalisirung jedenfalls nicht haltbar. Wir haben gesehen, wie bei Symphytum officinale, bei Ausgliederung des Kelches und der oberen Seitentriebe, sowie besonders bei Anlage der Terminalblüthe wohl die Ansicht Schwendener's, nicht aber die soeben angeführte Ansicht Winkler's eine Erklärung der Vorgänge zu geben im Stande sind. Niemand dürfte bei Symphytum officinale bei den Vorgängen am Vegetationspunkt den Eindruck gewinnen, dass eine partielle Fähigkeit des Vegetationspunktes zur Ausgliederung neuer Anlage vorhanden ist. Dass bei Symphytum officinale gerade noch Erscheinungen wie die eigenthümliche Ausgliederung der oberen Seitentriebe, die weitgehende Anwachsung der Tragblätter, die Inconstanz der Blattstellung mit dem auffallenden Wechsel in der Anlage der Kelchblätter und der Staubblätter zusammentreffen, berechtigt uns, hier von einem Einfluss von Druck- und Contactverhältnissen auf einen in seinem ganzen Umfang zur Ausgliederung neuer Anlagen befähigten Vegetationskegel zu sprechen. Dieser Ansicht widerspricht übrigens, es sei dies hier nur nebenbei bemerkt, auch die von Čelakovský[1]) vertretene Sprossgliedlehre.

Diese Variationsfähigkeit des Vegetationskegels bei der Verzweigung, wenn dieser Ausdruck hier gestattet ist, ist nach meiner Ansicht besonders erwähnenswerth, weil sie auch beim Variiren der

---

1) Čelakovský, Die Gliederung der Kaulome. Bot. Ztg., 1900, pag. 79—113.

Pflanzen im Habitus vielleicht eine Rolle spielt. Entsprechend dieser Annahme müsste dann bei denjenigen Pflanzen, welche eine solche grosse Unregelmässigkeit in der Verzweigung am Vegetationskegel aufweisen, wie z. B. die Solaneen, eine grössere Variationsfähigkeit im Habitus zu beobachten sein, wie bei Pflanzen, bei welchen man eine derartige grosse Inconstanz nicht beobachtet.

Seite 49 führt Winkler dann weiter aus: „Die Druckunterschiede aber, die z. B. Rosenplenter als maassgebend für den Uebergang von der decussirten zur spiraligen Stellung bei Keimpflanzen ansieht, dürften grösstentheils so unerheblich sein, dass es schwer fällt, zu glauben, der Scheitel lasse sich durch sie in einer Organbildung irgendwie beeinflussen."

Dass bei diesem Uebergang von der decussirten zur spiraligen Blattstellung Druckwirkungen, die natürlich ihrerseits auch von dem Ernährungszustand der Pflanze abhängig sind, nach meiner Ansicht eine Rolle spielen dürften, macht mir eine Beobachtung, die ich an Erythraea pulchella gemacht habe, wahrscheinlich.

Am 20. September 1900 fand ich die erwähnte Gentianee, die gewöhnlich als Varietät der Erythraea Centaureum angesehen wird, an dem Rain des von Jagstfeld nach Kressbach führenden sog. Römerwegs und zwar zwischen Jagstfeld und der Landstrasse Kochendorf-Heuchlingen. Die Pflanzen waren sehr klein und waren die schwächsten bereits nach der Ausgliederung von vier decussirt stehenden Laubblättern zur Blüthenbildung übergegangen; die Blüthen der letzteren hatten vier Kelchblätter, vier Blumenblätter, vier Staubblätter und einen zweifächerigen Fruchtknoten; während bei den weniger zahlreich sich vorfindenden normalen fünfzähligen Blüthen Kelch- und Kronenblätter an ihrem unteren Theile in gewöhnlicher Weise mit einander verwachsen waren, war dies bei den vierzähligen Blüthen viel weniger der Fall. Gewöhnlich hatten die Pflanzen mit vierzähligen Blüthen nur eine einzige solche Blüthe, jedoch beobachtete ich auch einige ebenfalls ziemlich schwächliche Pflänzchen, die mehrere solche vierzählige Blüthen hatten. Bei einem Exemplar, das ebenfalls nur eine Blüthe aufwies, beobachtete ich den normalen fünftheiligen Typus; jedoch hatte dieses Exemplar beim Uebergang zu den reproductiven Organen zwei kleinere, nicht ganz decussirt stehende Blättchen, die als Vorblätter zu bezeichnen sein dürften. Ein Pflänzchen mit vier Blättern, dessen Terminalblüthe fehlte (durch Thierfrass etc.), zeigte durchgehends den vierzähligen Typus. In einem anderen Falle waren fünf Kelchblätter, die auffallend klein waren, vor-

handen, es folgten vier Blumenblätter, vier Staubgefässe und zwei Carpiden.

Der Umstand, dass hier bei Erythraea pulchella die schwächlichsten Pflanzen fast durchgehends nur vierzählige Blüthen hervorbrachten, während die etwas kräftigeren Pflanzen normale fünfzählige Blüthen erzeugten, lässt uns vermuthen, dass bei diesen Pflanzen ein gewisser, vom Ernährungszustand jedenfalls zum Theil abhängiger Druck der älteren Blätter auf die jüngeren beim Uebergang von der decussirten zur spiraligen Stellung in Betracht kommt. Dies scheint mir deshalb interessant, weil Vöchting[1]) in seinen Untersuchungen über die Blüthenanomalien von Linaria spuria die Meinung ausspricht, dass eine vierzählige Blüthe eventuell schwerer von der Pflanze herzustellen sei, als eine fünfzählige. Er führt darüber Folgendes aus: „Die eben angestellte Betrachtung führt aber zu der scheinbar paradoxen Folgerung, dass eine vierzählige Blüthe schwerer herzustellen ist, als eine fünfzählige, trotzdem zu ihrer Bildung offenbar weniger Nährsubstanz erforderlich ist, als zu der der letzteren. Aber es ist klar, dass es sich hierbei nicht bloss um die Menge des Nährmaterials handeln kann, denn träfe dies zu, dann müssten die Blüthen mit 3- und 2-Zahl leichter zu erzeugen sein, als die fünfzähligen.“ Auch bei Ruta graveolens beobachtete ich im Jahre 1898 im botanischen Garten der thierärztlichen Hochschule in Stuttgart, dass dieselbe im Frühling zuerst mehr vierzählige, im Sommer mehr fünfzählige und im Spätherbst wieder mehr vierzählige Blüthen erzeugte, als nach den bekannten Stellungsverhältnissen zu erwarten waren. Am 17. December desselben Jahres waren an einem Stock nur mehr dreizählige Blüthen vorhanden.

Um noch einmal auf die Contactfrage zurückzukommen, so sei nochmals darauf aufmerksam gemacht, dass wir bei Symphytum officinale Verhältnisse vor uns haben, bei denen der Einfluss der Contactverhältnisse auf die Gestaltungsvorgänge am Vegetationskegel wohl nicht zu bestreiten ist. Verfasser möchte hier, obwohl er bei den Scrophulariaceen Erscheinungen constatirt hat, die der mechanischen Blattstellungshypothese nicht gerade günstig sind, bemerken, dass bei Symphytum officinale eben doch ein Complex von Erscheinungen vorliegt, die Verfasser wenigstens nur auf Grund von Ansichten verstehen kann, wie sie der Schwendener'schen mechanischen Theorie zu Grunde liegen.

1) H. Vöchting, Ueber Blüthenanomalien. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 1898, pag. 89.

III. Die angewachsenen Seitensprosse.

In dem ersten Theil dieser Untersuchungen wurde eine Beschreibung der morphologischen Verhältnisse von Symphytum officinale unter Beifügung einer Tabelle über das Verhältniss der normalen und der angewachsenen Seitensprosse gegeben.

Die Fig. 5 Taf. XV, welche einen Längsschnitt einer primären Achse darstellt, zeigt uns den Unterschied zwischen einem normalen und einem angewachsenen Seitentrieb. Wir sehen rechts in der Achsel des Tragblattes *T* den normalen Achselspross *A* und bei T^1 den angewachsenen Spross A^1. Wir haben uns nun in erster Linie darüber zu orientiren, wie die beiden so verschieden sich verhaltenden Sprosse angelegt werden. Zur Untersuchung wurde Anchusa officinalis, an der Schumann ebenfalls die Verhältnisse studirt hat, und Symphytum officinale verwendet, welches Kolkwitz und Schumann untersucht haben. Die erstere Borraginacee war von den mir zur Verfügung stehenden Pflanzen das geeignetste Object. Anchusa italica habe ich erst diesen Sommer in bereits entwickeltem Stadium beobachten können. Zunächst sei auf die Figg. 1 und 2 Taf. XII verwiesen; die erstere stellt eine normale Achselknospe des dritten Blattes einer primären Achse von Anchusa officinalis dar, links befindet sich das Tragblatt, rechts die Achse. Die Achselknospe reitet beinahe auf der oberen Seite des ersteren und lässt sich leicht mit demselben von der Achse abziehen.

Bei der Fig. 2 Taf. XII sehen wir die etwas weiter entwickelte Achselknospe des fünften Blattes einer primären Achse; dieselbe steht ganz senkrecht zwischen Achse und Tragblatt. Diese beiden Knospen sind in normaler Weise angelegt und verbleiben auch in normaler Weise an dem Orte ihrer Entstehung.

Wenden wir uns nun zu den anwachsenden Seitensprossen. Wenn wir deren typische Anlage sicher beobachten wollen, müssen wir die Verhältnisse da studiren, wo die Erscheinung des Anwachsens am ausgeprägtesten und regelmässigsten auftritt; dies ist bekanntlich am Schluss der Achse der Fall. Sehen wir uns die Figg. 3, 4 Taf. XII, 1 Taf. XIII, 11 und 14 Taf. IX an. Fig. 3 Taf. XII, die einen Längsschnitt durch eine untere Seitenachse von Anchusa officinalis darstellt, zeigt uns in der Achsel von *T* die Ausgliederung der jungen Anlage *S*. Wir sehen deutlich, dass die letztere mit ihrer Basis nicht im Tragblattachselgrunde sich befindet, wie dies bei den Figg. 1 und 2 derselben Tafel der Fall ist, sondern mit derselben der Achse aufsitzt.

Die Fig. 4 Taf. XII stellt einen Längsschnitt durch die primäre Achse von Anchusa officinalis dar. Die Anlagen *A*, *A*[1], *A*[2] zeigen wiederum die charakteristische Entstehungsweise der anwachsenden Sprosse. Die Basis der jungen Anlagen verläuft nicht horizontal, sondern mehr oder weniger vertical.

Die Zeichnung zeigt uns ferner, dass die oberen Tragblätter ein ähnliches Verhalten zeigen, wie die oberen Seitensprosse; auch bei ihnen nimmt die Ansatzstelle am Vegetationskegel eine verhältnissmässig grosse Strecke in verticaler Richtung ein.

In der Fig. 1 Taf. XIII, welche einen Längsschnitt durch den Scheitel eines jungen Seitensprosses und dessen Abstammungsachse, dem oberen Theile einer primären Hauptachse von Symphytum officinale, darstellt, sehen wir, dass sowohl der Seitentrieb *A* mit seiner Ansatzbasis weit an der Mutterachse emporreicht, als auch, dass die junge Anlage *A*[1] in der Achsel von *T*[1] eine weit hinaufgehende Anheftung an der inneren Seite zeigt. Aehnlich sind die Verhältnisse bei den Figg. 11 und 14 Taf. IX, welche transversale Längsschnitte junger Achselprodukte aus dem oberen Theile einer primären Achse von Symphytum officinale darstellen.

Fragen wir uns nun nach der Darstellung der obwaltenden Verhältnisse nochmals, wie unterscheidet sich principiell die Anlage der normalen, in den Achseln ihrer Tragblätter verbleibenden Achselsprosse und die der anwachsenden Inflorescenzen? Die ersteren sitzen mit ihrer ganzen, horizontal verlaufenden Basis in der Achsel ihrer Tragblätter, während die letzteren mit ihrer mehr oder weniger vertical verlaufenden Basis mehr oder weniger mit dem Vegetationskegel verbunden sind und bleiben.

Nachdem wir nun den Unterschied in der Anlage der normalen und der anwachsenden Sprosse kennen gelernt haben, wollen wir fragen, wie die letzteren später sich verhalten. Die Figg. 1 Taf. XIII und 1 Taf. XIV zeigen zwei junge angewachsene Sprosse mit Abstammungsachse in einem Stadium, in welchem die Streckung ziemlich weit vorgerückt ist. Irgend welche Zonen oder Curven waren bei keinem der vielen Präparate, die untersucht wurden, sichtbar. Wir sehen, dass die Streckung des Stengels in normaler Weise vor sich geht und die jungen Achselsprosse entsprechend ihrer Ausgliederung sich verhalten. Besonders auf die Fig. 1 Taf. XIV sei nochmals aufmerksam gemacht; dieselbe zeigt ganz deutlich, dass die zum jungen Achselspross gehörenden Zellen in gekrümmten Reihen verlaufen.

Besondere intercalare Gewebezonen, wie sie Schumann und Kolkwitz annehmen,[1]) waren nirgends zu constatiren; dagegen beobachtet man häufig deutlich eine Differenz der Gewebe des Achselsprosses und der Mutterachse, sowie, dass die „Anwachsungstiefe", wenn dieser Ausdruck gestattet ist, verschieden ist. Es kommen Fälle vor, bei denen der Seitenspross auf weitere Strecken nur mit seiner äussersten Partie mit der „Abstammungsachse zusammenhängt" und die der Kolkwitz'schen Hypothese der gebogenen intercalaren Zonen direct widersprechen.

Zu bemerken ist noch, dass im Allgemeinen, je weiter der Basis zu die anwachsenden Seitentriebe sich befinden, desto früher und deutlicher die zu demselben und die zur Mutterachse gehörenden Gewebe durch den Verlauf der Zellenreihen zu unterscheiden sind.

Einen Querschnitt einer Achse mit angewachsenem Achselspross zeigt die Fig. 6 Taf. XIII.

Ob man diese Erscheinung nun congenitale Verwachsung, Anwachsung, Vereintwachsung,[2]) Extraxillation, Verschiebung oder sonstwie nennt, ist nach meiner Ansicht mehr nebensächlich. Wir sehen eben, dass die oberen Laubblätter, vermuthlich infolge des grossen Druckes, den die ersten sehr schnell sich entwickelnden, die inneren, jungen Anlagen fest umschliessenden Laubblätter ausüben, mit ihrem unteren basalen Theile mit der Abstammungsachse verwachsen bleiben, und dass unter diesen Umständen ein Ausgliederungsmodus der oberen Seitensprosse stattfindet, der eine von diesem Modus abhängige Verbindung derselben mit der Abstammungsachse bedingt.

Die Höhe der Anwachsung entspricht ungefähr der Grösse des Winkels, welche eine durch die Mitte der Achse und die Mitte des Scheitels der jungen Anlage gefällte Gerade mit einander bilden. Ich habe die unteren, in den Achseln ihrer Tragblätter verbleibenden Achselsprosse die normalen, die anders sich verhaltenden die angewachsenen genannt. Die Anwachsungshöhe der einzelnen Seitentriebe ist bei Symphytum officinale ferner ungefähr umgekehrt proportional der Grösse der Blattspreite der Tragblätter.

---

1) Vgl. pag. 58.

2) Čelakovský, welcher den Ausdruck Vereintwachsthum gebraucht, hat als weiteres Beispiel für dasselbe die häufige Erscheinung der Verwachsung der Staubgefässe mit der Blumenkrone herangezogen; wie mir scheint, mit Recht. Auch die Verwachsung ursprünglich getrennter Individuen infolge von Druck, wie sie z. B. bei Tannen und Fichten nicht selten vorkommt, scheint mir hier erwähnenswerth.

Die Vermuthung, dass bei diesen auffallenden Wachsthumserscheinungen der Druck, welchen die älteren Blätter auf die jungen Anlagen ausüben, eine Rolle spielen dürfte, wurde durch eine Beobachtung, die ich zufällig bei Taraxacum officinale machte, bestärkt. In Heuchlingen, einer württembergischen Staatsdomäne, wo ich mich längere Zeit aufhielt, befand sich eine grössere Spargelanlage, längs deren sich ein mit Gras und Löwenzahn bewachsener Feldweg hinzog. Die Spargelanlage wurde im Herbst 1899 und im Frühjahr 1900 ausser mit Stall- und Kunstdünger kräftig mit Jauche gedüngt, bei welcher Gelegenheit dieser Feldweg, wie ich beobachtete, ausserordentlich stark mit Jauche durchtränkt wurde, da der Fuhrmann beim Befahren der zu dem erwähnten Feldweg senkrecht verlaufenden Spargelreihen stets auf demselben den Wagen drehte, ohne den Hahnen des Fasses zu schliessen. Die im vergangenen Sommer auf dem Feldweg stehenden, sehr kräftigen Pflanzen des Löwenzahns zeigten nun die Eigenthümlichkeit, dass an den fast durchgehends 50—70 cm hohen Blüthenschäften sich 1—3 angewachsene Blättchen befanden. Fig. 5 Taf. XII stellt den oberen Theil eines solchen Blüthenschaftes mit zwei angewachsenen Laubblättern in $^1/_3$ natürlicher Grösse dar. Der Verlauf der angewachsenen Blätter ist deutlich am Blüthenschaft zu verfolgen. Ich glaubte diese Erscheinung wegen der Regelmässigkeit ihres Auftretens auf die erhöhte Nahrungszufuhr und die dadurch bedingte rasche und kräftige Entwickelung der Laubblätter zurückführen zu müssen. Es entspricht diese Ansicht auch der Beobachtung, dass bei Symphytum officinale und Anchusa officinalis sehr kräftige Pflanzen die weitgehendsten Anwachsungen zeigen, während andererseits bei Anchusa officinalis im Herbst bei weniger kräftig entwickelten Pflanzen die Beobachtung zu machen war, dass die Anwachsung auch der obersten Sprosse vollständig unterblieb. Erwähnenswerth scheint mir hier auch die Erscheinung, dass von den Borraginaceen, die ich zu beobachten Gelegenheit hatte, diejenigen mit verhältnissmässig kleinen, schmalen Blättern und weniger raschem Wachsthum, wie z. B. Lithospermum officinale, nur die zwei oder drei obersten Achselsprosse aus den Achseln ihrer Tragblätter eine verhältnissmässig kleine Strecke herausrücken.[1])

Nachdem wir die Anwachsung der oberen Achselsprosse verfolgt haben, wollen wir auch noch einen Blick werfen auf die Anwachsung

---

1) Auch die Beobachtung, dass hauptsächlich bei sehr kräftig entwickelten Symphytum-Pflanzen Seitensprosse mit mehr als zwei Laubblättern (vgl. pag. 60) Anwachsungserscheinungen zeigen, scheint mir hier erwähnenswerth.

der oberen Tragblätter, die schliesslich die gleiche Erscheinung, wie ihre Achselsprosse, zeigen, und der Vorblätter mit der Abstammungsachse, sowie auf die Verwachsung der jungen Doppelborragoide miteinander. In der Fig. 6 Taf. XIII sehen wir links das bereits sich abtrennende Tragblatt des Seitentriebes *S*, während T^1 das angewachsene Tragblatt des nächst höheren Seitensprosses ist. Die Gefässbündel des Tragblattes T^1 sind deutlich abgetrennt von denen der Abstammungsachse. Auch auf die Längsschnitte, welche die Fig. 3 Taf. XII, Fig. 1 Taf. XIII darstellen, sei nochmals aufmerksam gemacht; dieselben zeigen deutlich die lange Ansatzbasis der oberen Tragblätter.

Diese Längsschnitte beweisen auch, dass der an der Achse in den Winkel des Tragblattes herablaufende Streifen wirklich dem Seitentrieb angehört und nicht als Ausgliederung des Stengels aufzufassen ist, welche sich dem Tragblatt zufällig anschliesst.

Die bei Symphytum am Stengel herablaufenden Flügel gehören in der Hauptsache dem Blatte an und entstehen dieselben nicht erst nachträglich aus der Achse, um sich den Blättern anzuschliessen, wie dies Kolkwitz[1]) angibt. Er meint nämlich in einer Fussnote: „Die am Stengel herablaufenden Flügel, welche im ausgebildeten Zustande deutlich sichtbar sind, gehören nicht zum Blatt, weil sie nicht aus dem Primordium desselben hervorgehen; es sind Stengelflügel, die sich nur an das Blatt anschliessen."

In dieser Generalisirung ist diese Ansicht von Kolkwitz sicherlich nicht richtig; ich habe mich bei Symphytum officinale an Längs- und Querschnitten öfters überzeugt, dass die Flügel sich aus dem Primordium des Tragblattes entwickeln. Auch darf man nicht vergessen, dass die Flügel mit abnehmender Blattspreite an Grösse zunehmen und dass die oberen Tragblätter eine auffallend grosse Ansatzbasis in verticaler Richtung zeigen, wie aus unseren Längsschnitten hervorgeht. Ob aber bei Symphytum officinale neben Blattflügeln nicht auch Stammflügel vorkommen, vermag ich nicht zu entscheiden.

Die oft weitere Strecken reichende Verwachsung junger Doppelborragoide zeigt die Fig. 2 Taf. XIV im Querschnitt. *B* ist das angewachsene β-Vorblatt. Auch hier gewinnt man den Eindruck, dass von einem Anschluss der Flügel an dieses Vorblatt nicht wohl die Rede sein kann.[2])

---

1) R. Kolkwitz, Ueber die Verschiebung der Achseltriebe bei Symphytum officinale. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1895, pag. 281.

2) Nachdem diese Untersuchungen bereits längere Zeit abgeschlossen waren, erschien die Arbeit Tobler's (Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. XXXVII, 1901, pag. 99—136) über den Ursprung des peripheri-

Die Erscheinung des Herausrückens der Seitensprosse aus den Achseln ihrer Tragblätter haben, wie bereits erwähnt, Schumann und Kolkwitz verfolgt. Ersterer beschäftigt sich damit in seinen Untersuchungen über das Borragoid[1]) und führt bei Ruta graveolens darüber pag. 57 aus, dass die sog. Anwachsungen der Seitenachsen an die Hauptachse durch Annahme von intercalaren Schaltstücken zwischen der Blattbasis und Abgangsstelle des folgenden Organes reell erklärbar seien. Bei Anchusa officinalis sagt Schumann pag. 58: „Wenn nun ein Zweig oberhalb des mit ihm in Beziehung stehenden Blattes, aber unterhalb des nächst höheren Blattes angelegt wird, so kann man sich zwischen dem Tragblatte und dem Zweige beliebig grosse Stücke eingeschaltet denken: niemals wird der letztere auch nur im Geringsten über das nächste Blatt gehoben werden können, weil alle höher als er selbst inserirten Organe bei gleichmässiger Einschaltung, d. h. einer solchen, die sich auf alle Elemente des Querschnittes unterhalb des Zweiges erstreckt, mitgehoben werden. Aus dieser Betrachtung geht nothwendiger Weise hervor, dass die Zweige, welche oberhalb eines Blattes in dem folgenden oder einem noch höheren Internodium angeheftet gefunden werden, auch auf die Ausdehnung dieser entstanden sein müssen."

Bei dieser Gelegenheit gibt Schumann auch eine biologische Zweckmässigkeitserklärung für die Anwachsungserscheinungen bei diesen Inflorescenzen; er meint nämlich pag. 58: „Eine gewisse Beziehung zwischen dem Maasse der Emporhebung des Sprosses zu dem unter ihm befindlichen Blatte ist insoferne nicht selten zu constatiren, als die Entfernung von der Grösse der Blätter abhängig ist; über grossen Blättern stehen die Axillartriebe, Doppelborragoide darstellend, höher als über kleinen. Man gewinnt den Eindruck, als ob die Pflanze ein Mittel gewählt hätte, um die Blüthenstände aus der Nähe der Blätter in eine günstigere Exposition zu bringen; je grösser die Gefahr ist, dass sie in dem Raume zwischen Blatt und Achse verborgen bleiben

schen Stammgewebes. Tobler bemerkt in der Zusammenfassung seiner Resultate: „Für die Stammflügel ist die nachträgliche Entstehung als Höckerbildung auf dem Stamme ohne Zusammenhang mit dem Blatte an Cirsium erläutert, auch mit Hilfe directer Wachsthumsmessungen ist ihr Verhältniss zum Stammwachsthum festgestellt. Aehnliche Untersuchungen an Genista sagittalis stellten auch hier das Fehlen des Zusammenhangs mit dem Blatte ausser Frage, solche an Lathyrus deuteten den Zusammenhang des Ortes der Flügelbildung mit dem Gefässbündelverlauf an."

1) K. Schumann, Untersuchungen über das Borragoid. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1889, pag. 57.

könnten, desto höher werden sie von dem weniger beblätterten Theile des Stengels emporgehoben."

Diese Ausführungen scheinen mir wenig stichhaltig zu sein, da die nicht angewachsenen Inflorescenzen nach meiner Ansicht jedenfalls, wie die Ausbildung der Früchte beweist, eine gerade so günstige Exposition bei der Bestäubung haben, wie die angewachsenen. Ausserdem sind bei Symphytum officinale die obersten Tragblätter klein, während die Achselsprosse die weitgehendsten Anwachsungen zeigen.

Auch in seinen Untersuchungen über den Blüthenanschluss spricht Schumann[1]) pag. 309 die Ansicht aus, dass die schon von den früheren Morphologen bis in die Details an entwickelten Sprossen nachgewiesenen Anwachsungen sich mit Leichtigkeit auf intercalare Dehnungen unterhalb der Tragblätter und auf solche zwischen Tragblättern und Inflorescenzen zurückführen lassen.

In seinen Ausführungen über die angewachsenen Blüthenstände bei den Borraginaceen sagt Schumann[2]) weiter: „Die am Mantel des Vegetationskegels weit heraufragende Beanspruchung zur Erzeugung der Neubildung bedingt zumeist eine gewisse Abänderung für den Ort der nächsten. Wie Fig. 3 zeigt, liegt die Stelle, welche den Anlagebedingungen derselben genügt, an der also die folgende Neubildung auftritt, viel tiefer als die benachbarte ältere. Bezeichnen wir diese an dem Kegel sichtbaren Primordien der Reihe nach mit den Ziffern ihrer Entstehung, so erhält das rechte Nr. 1, das linke 2, die jüngste Neubildung aber 4, weil 3 rechts von 1 sich befindet und unsichtbar bleibt. Fassen wir nun den Ort genauer in's Auge, so bemerken wir sogleich, dass $f4$ etwa in gleicher Höhe liegt mit dem Lateralstrahl, der aus der Achsel von $f1$ entspringt; er ist aber sichtlich tiefer inserirt als das Primordium aus $f2$. Aus dieser Thatsache erwächst naturgedrungen folgende Erscheinung. Dehnt sich das ganze System, so kann in der Stellung dieser Körper zwar eine quantitativ sehr beträchtliche Trennung von einander geschehen, die Disposition bleibt aber proportionaliter gleich. Deshalb nimmt $f4$ einen Ort ein, der zwischen $f1$ und der Insertion des Blüthenstandes von $f2$ liegt, d. h. mit anderen Worten, jene Inflorescenz wird über $f4$ extraxillirt. Wir haben also in dem vorliegenden Beispiel einen Fall vor uns, der nach voller Entwickelung des Blüthenstandes eine Extraxillation um

1) K. Schumann, Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss, 1890.

2) K. Schumann, Ueber die angewachsenen Blüthenstände bei den Borraginaceae. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1892, pag. 67 und 68.

zwei Internodien aufweisen würde. Der Raum, in dem sich die intercalare Einschaltung zwischen Inflorescenz und Deckblatt vollzieht, ist vorhanden in dem Stücke, mit welchem das Primordium dem Vegetationskegel aufsitzt, denn nur derjenige Theil der Inflorescenzanlage kann in einen Blüthenstand umgewandelt werden, der jener Verbindung ledig ist. Indem sich nun oberhalb der Achsel der Fuss des Primords befindet, ist gewissermassen auf den Vegetationskegel ein besonders gekennzeichnetes Gewebestück aufgelegt; da es im Wachsthum nicht zurückbleibt, so wird schliesslich ein Streif erzeugt, der von der Inflorescenz durch die ganze Reihe der Internodien bis in die Blattachsel herabläuft und der immer als ein Wegweiser dafür benutzt wurde, um den scheinbar aus der Ordnung heraustretenden Seitenstrahl wieder für diese Blattachsel einzufangen. Wie uns die Entwickelungsgeschichte gezeigt hat, ist dieser Spross in Wirklichkeit ein echter Achselspross und nur durch die oben angeregte Besonderheit von dem gewohnten Orte entfernt worden."

Die Angabe Schumann's, dass die am Mantel des Vegetationskegels weit heraufragende Beanspruchung zur Erzeugung der Neubildung eine gewisse Abänderung für den Ort der nächsthöheren bedinge, kann für die Anwachsungen bei Symphytum officinale nicht in Betracht kommen, da die Ausgliederung der Achselsprosse, wie auch die Fig. 6 Taf. IX zeigt, in der Regel am Ende der Achse beginnt und nach der Basis zu, soweit ich mich überzeugen konnte, fortschreitet.

Auch bei Anchusa officinalis scheinen nach der Fig. 4 Taf. XII, sowie nach den übrigen mir vorliegenden Präparaten die Verhältnisse sich ähnlich zu verhalten.

Auch Wydler[1]) bemerkt, dass das Anwachsen der Blüthenzweige einen um so höheren Grad erreicht, je mehr sich die Blüthenzweige dem Gipfel ihrer Hauptachse nähern. Verhältnisse, wie sie Schumann in seiner soeben erwähnten, in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft erschienenen Abhandlung über die angewachsenen Blüthenstände der Borraginaceae pag. 65 in Fig. 2 und 3 für Anchusa italica abbildet, konnte Verf. bei Symphytum officinale bei Anlage der oberen Seitensprosse, wie dies aus seinen Figuren hervorgeht, nicht beobachten.

Aus den Ausführungen Schumann's geht weiter hervor, dass derselbe die „Anlagehöhe" des Primordiums allein für ausschlaggebend für die spätere Anwachsungshöhe der Seitensprosse hält. Im Allge-

1) H. Wydler, Ueber die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Inflorescenzen. Flora 1851, pag. 393.

meinen trifft es wohl zu, dass der Seitenspross desto weiter an der Abstammungsachse emporrückt, je weiter seine erste Anlage an derselben emporreicht. Verf. hat bereits betont, dass ausser der Anlagehöhe auch noch der „Anlagemodus“ [1]) des Primordiums eine Rolle bei der Höhe der Anwachsung spielt.

Einer besonderen Erwähnung bedarf die Annahme Schumann's, dass der Raum, in dem sich die intercalare Einschaltung zwischen Inflorescenz und Deckblatt vollzieht, vorhanden sei in dem Stücke, mit welchem das Primordium dem Vegetationskegel aufsitzt, da nur derjenige Theil der Inflorescenzanlage in einen Blüthenstand umgewandelt werden könne, der jener Verbindung ledig sei.

Wenn Schumann annimmt, dass nur derjenige Theil der Inflorescenzanlage in einen Blüthenstand umgewandelt werden könne, der jener Verbindung ledig sei, so ist das in der Schumann'schen Ausführung nicht zutreffend. Es sei auf die Figg. 3, 4 Taf. XII und Fig. 1 Taf. XIII verwiesen; an diesen sieht man, dass die jungen Anlagen der anwachsenden Sprosse sich betreffs der Bildung der Inflorescenz genau so verhalten, wie die der normalen Sprosse; nur werden dieselben anders ausgegliedert, zeigen also eine andere Orientirung betreffs des Scheitels der jungen Anlage.

Kolkwitz [2]) tritt in seiner Arbeit über die Verschiebung der Axillartriebe bei Symphytum officinale den Ausführungen Schumann's entgegen und sucht das Phänomen durch die Annahme von wellenförmig gebogenen, intercalaren Zonen zu erklären, wie es scheint, um die in den oben erwähnten Ausführungen Schumann's betonten Schwierigkeiten, durch die Annahme von intercalaren Querzonen allein, diese so auffallenden Anwachsungen zu erklären, zu umgehen.

Wie sich Kolkwitz die Sache vorstellt, geht deutlich aus seinem Vergleich mit einer durchbrochenen und wieder mit Kitt verbundenen Marmorsäule hervor, sowie aus seinen Zeichnungen 1 und 2 pag. 381 in seiner zweiten Mittheilung über die Verschiebung der Axillartriebe bei Symphytum officinale. [3]) Pag. 282 und 283 bemerkt er dann: „Bei genauerer Betrachtung derselben (d. h. der Zeichnung No. 6) wird man leicht diejenigen Stellen des Stengels, welche nicht zu den intercalar wachsenden Zonen gehören, gleichsam wie Inseln sich markiren

1) Vgl. pag. 97.

2) R. Kolkwitz, Ueber die Verschiebung der Axillartriebe bei Symphytum officinale. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1895, pag. 280—285.

3) R. Kolkwitz, Die Verschiebung der Axillartriebe bei Symphytum officinale. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1899, pag. 379—384.

sehen. Da das untersuchte Object erst 20 mm lang war, wuchs es natürlich noch in allen Theilen (es waren nur Primordialgefässe ausgebildet), aber es leuchtet ein, dass die Gewebe der intercalaren Zonen einen weit jugendlicheren Eindruck machen müssen als die übrigen Partien der Stengeloberfläche. Dem ist in der That so. Dicht unterhalb der Linie *e* sind zwei Stellen des Stengels, welche auf gleicher Höhe liegen, die eine durch einen Punkt, die andere durch ein Kreuz bezeichnet.

Von diesen Stellen entnahm ich Stücke des Hautgewebes und constatirte einen auffallenden Unterschied zwischen beiden. An der mit einem Kreuz bezeichneten Partie hatten die Epidermiszellen ein ganz jugendliches Aussehen und zeigten Reihenbildung wie das Cambium im Querschnitt; der Durchmesser der einzelnen Zellen war in der Längsrichtung des Stengels bedeutend kleiner als in der Querrichtung. Spaltöffnungen fehlten oder befanden sich noch in den ersten Stadien der Entwickelung. An der mit einem Punkt versehenen Stelle dagegen besassen die Epidermiszellen angenähert isodiametrische Form und hatten weniger Theilungen erfahren; die Spaltöffnungen waren bereits vollständig entwickelt. Gleich günstige Resultate liessen sich bei der Untersuchung anderer Epidermisstücke erzielen. Ueberall da, wo in der Abbildung ein Punkt gezeichnet ist, fand ich ältere, an den mit einem Kreuz bezeichneten Stellen jüngere Epidermiszellen.“ [1])

Ausgehend von dieser soeben erwähnten Kolkwitz'schen Angabe betrachtete der Verf., obgleich ihm das Vorkommen von bei Anchusa officinalis in extremen Fällen z. B. geradezu zickzackförmig verlaufenden Zonen, wenig wahrscheinlich schien, als seine wichtigste Aufgabe, diese intercalaren Zonen zu suchen und zu beobachten. Denn wenn sich bei den Epidermiszellen solche Unterschiede wahrnehmen liessen, so musste doch auch an den übrigen Zellen des Stengels der Hebungszone, besonders in der Region der untersten anwachsenden Achselsprosse, irgendwie ein Unterschied bemerkbar sein. Dies ist nicht der Fall; nirgends lässt sich das Vorkommen von besonderen Dehnungszonen nachweisen. Ich habe mich auch erfolglos bemüht, diese verschieden gestalteten Epidermiszellen ungefähr an den von Kolkwitz angegebenen Stellen zu finden. Vielleicht hat Kolkwitz in den mehr isodiametrischen Zellen die Anfänge von Trichomen vor sich gehabt. Die Beobachtungen von Kolkwitz entbehren ebenso, wie diejenigen von Schumann, der

1) Herr Kolkwitz hatte die Liebenswürdigkeit, mir seine über diese Beobachtung gemachte Bleistiftzeichnungen zu übermitteln, wofür ich demselben auch hier nochmals meinen Dank ausspreche.

genügenden anatomischen Untersuchung. Im Uebrigen sei auf unsere Ausführungen und Figuren verwiesen. Dass die Annahme von Kolkwitz mit den thatsächlichen Verhältnissen im Widerspruch steht und seine Darstellung in der Fig. 2 [1]) denselben direct widerspricht, beweisen die Figg. 1, 3, 4 Taf. XII, 1, 6 Taf. XIII und 1 Taf. XIV. Dass ein Vorgang, der das junge Achselprodukt glatt aus der Achsel seines Tragblattes nach der Meinung von Kolkwitz heraushebt, so dass der Stengelquerschnitt an der Stelle der intercalaren Hebungszone unverändert bleibt, nicht stattfindet, beweisen auch die Figg. 2—5 Taf. XIII, welche die vier auf einander folgenden Achselsprosse einer primären Achse von Symphytum officinale darstellen. Dass dieser an der Achse in den Wickel des Tragblattes herablaufende Gewebestreifen wirklich dem Seitentrieb angehört, wurde bereits oben betont (vgl. die Fig. 1 Taf. XIV).

Auch die Einheit des Primordiums ist, wie die erwähnten Zeichnungen darlegen, im Sinne von Kolkwitz nicht aufrecht zu erhalten. Ebenso schliessen die oft verhältnissmässig grossen Strecken, bei welchen Abstammungsachse, Achselprodukt und Tragblatt mit einander verwachsen sind, wie man sich durch Querschnitte der jungen Inflorescenzen überzeugen kann, die Hypothese von Kolkwitz aus. Uebrigens widerspricht die soeben erwähnte Thatsache auch den Schumann'schen Ausführungen. Es sei hier besonders bemerkt, dass alle Uebergänge von der normalen, d. h. vollständig axillären Anlage der Seitentriebe, bis zu den extremsten Fällen sich nachweisen lassen. Die Erwägung, dass diese intercalaren Zonen nur an den oberen Partien des Stengels und dabei in so unregelmässiger Weise auftreten, sowie besonders die Beobachtung, dass sie bei Anchusa officinalis auch hin und wieder gar nicht auftreten, macht mir die Existenz von solchen besonderen intercalaren Hebungszonen schon an und für sich wenig wahrscheinlich. Kolkwitz hat ferner den von Schumann wohl beachteten Unterschied in der Anlage der normalen und der anwachsenden Achselsprosse vollständig unbeachtet gelassen.

In dem zweiten Hefte seiner morphologischen Studien kommt Schumann [2]) nochmals auf die Erscheinung der Anwachsung der Seitensprosse an die Abstammungsachse, sowie auf die Kolkwitz-

---

1) R. Kolkwitz, Ueber die Verschiebung der Axillartriebe bei Symphytum officinale. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1899, pag. 381.

2) K. Schumann, Die Extraxillation der Borraginaceen- und Solaneen-Inflorescenzen. Morphologische Studien Heft II, pag. 207—214.

sche Erklärung derselben zurück. Er führt pag. 207 aus: „Die Höhe der Anheftung, mit anderen Worten die Länge des Fussstückes, steht in einem directen Verhältniss mit der Grösse der Inflorescenzanlage, und diese ist wieder abhängig von dem Umfange des endlichen Blüthenstandes. Die höchsten Emporhebungen, welche mir bekannt sind, finden sich bei Anchusa, und hier sind auch die Junganlagen sehr umfangreiche Körper. Sie greifen in der ersten Anlage sehr hoch an der Axe empor und reichen oft so weit, dass der obere Rand des Fusses über die Insertion des folgenden, ja des zweiten, in seltenen Fällen sogar des dritten Blattes reicht. Findet nun die Dehnung in der Axe statt, so muss der Blüthenstand an der Stelle bezüglich der folgenden Blätter hervortreten, bis zu welcher die Anheftung mittelst des Fusses in der Knospe gereicht hat, er wird also über dem folgenden zweiten oder dritten Blatte aus der Axe entspringen."

Nach meinen Beobachtungen spielt die Grösse der jungen Inflorescenz jedenfalls nicht die Rolle für die Höhe der Anwachsung, welche ihr Schumann zumisst; die Art und Weise ihrer Ausgliederung ist hier in erster Linie maassgebend. Darin hat Schumann recht, dass die Primordien der oberen Inflorescenzen in der Regel verhältnissmässig gross sind.

Pag. 209 und 210 betont dann Schumann wieder, dass der Blüthenstand sich nur aus dem freien, nicht angehefteten Scheitel des Primordiums entwickelt. Wie es scheint, versteht derselbe darunter den dem Ende der Achse am nächst gelegenen Theil des jungen Primordiums. Diese Auffassung wäre, wie unsere Figuren zeigen und wie auch bereits pag. 103 betont wurde, nicht ganz zutreffend. Die den Scheitel des Primordiums halbirende Senkrechte läuft nicht etwa parallel mit der Abstammungsachse, sondern bildet einen mehr oder weniger grossen Winkel mit der letzteren, der Scheitel ist also anders orientirt, d. h. mehr horizontal, wie bei den rein axillären Knospen.

Ueber den gleichen Gegenstand bemerkt Schumann dann pag. 210 weiter: „Ausserdem hat Kolkwitz ganz richtig das freie obere Ende des Primords gezeichnet, von dem er bloss nicht wusste, dass es allein zur Bildung der Inflorescenz aufgebraucht wird; und demgemäss liegt in der That das Verhältniss vor, gegen das er Einspruch erhob, ‚dass nur sein oberer Theil zum Spross auswächst, während die untere Hälfte Bestandtheil des Mutterstammes bleibt.'"

Seine Auffassung und diejenigen von Kolkwitz über das Zu-

standekommen der Erscheinung der Anwachsung definirt Schumann nochmals pag. 211: „Damit die Extraxillation geschieht, nimmt er (Kolkwitz), wie ich, an, dass sich intercalare Dehnungszonen entwickeln. Im Grunde besteht zwischen uns beiden nun folgende Differenz: Ich setze die Zone als vorhanden voraus, sie liegt in dem hohen Fusse, mit dem das Primord angeheftet ist, sie verläuft quer in gleicher Höhe um die ganze Achse herum und stellt also ein horizontales Querschnittselement dar, das über der Blattachsel liegt. Kolkwitz lässt die Knospe unmittelbar in der Blattachsel sitzen. Unterhalb derselben tritt dann eine Dehnungszone ein, deren Herd er, auf welche Weise verstehe ich freilich nicht, bei der Dehnung entstehen lässt. Nur zwei Fälle sind denkbar: entweder ist dieser Herd vorhanden, und dieses Verhältniss habe ich beobachtet, dann kann das Primord des Blüthenstandes nicht eigentlich in der Achsel eingekeilt sitzen, sondern muss durch den Herd einer intercalaren Zone von der Achsel getrennt sein; oder die Knospe ist in dem Raum zwischen Blatt und Achsel eingekeilt, dann ist ein Raum für die intercalare Zone nicht vorhanden, und eine Dehnung bezw. Emporhebung findet nicht statt. Dieser Fall liegt bei den vegetativen Knospen von Symphytum officinale vor, deswegen sitzen die ausgetriebenen Zweige auch stets im Blattachselgrunde, an dem Orte, welchen sie bei der ersten Anlage auch eingenommen haben. Indem aber die Primordien aller extraxillirter Inflorescenzen, wie unsere beiden Figuren weiter zeigen, an der Achse sitzen, werden sie durch die intercalare Zone in verschiedenem Maasse in die Höhe gehoben: entweder bleiben sie, wenn die obere Insertion des Primords in demselben Internod liegt, wie die untere, auf dem Verlaufe desselben sitzen, oder sie werden, wenn die obere Insertion bis ins folgende Internod reicht, um ein oder zwei Blätter extraxillirt.“

Wie unsere Zeichnungen zeigen, kann bei den jungen anwachsenden Inflorescenzen keine Rede davon sein, dass zwischen dem Blatte und dem Primordium der oberen anwachsenden Seitentriebe eine besondere Gewebezone liegt, welche die Achselknospe aus der Achsel ihres Tragblattes heraushebt, und welche bei den unteren in den Achseln ihrer Tragblätter verbleibenden Seitensprossen infolge Raummangel fehlen soll.

Schumann hat übrigens, obgleich er dies in obigen Ausführungen angibt, den Beweis für die Existenz besonderer intercalarer Querzonen ebenso wenig erbracht, wie Kolkwitz für seine gebogenen Zonen.

Die Entgegnung von Kolkwitz[1]) auf die Schumann'schen Einwände bietet keine Veranlassung, auf dieselbe einzugehen, da neue Momente für die uns beschäftigende Frage in derselben nicht gegeben sind.

Čelakovský[2]), der selbst keine Untersuchungen am Objecte ausgeführt hat, meint in seiner Besprechung der Untersuchungen von Schumann und Kolkwitz, dass die Entwickelungsgeschichte zwei für die ganze Lage entscheidende Thatsachen ans Licht gebracht habe, nämlich 1. dass die erste urglasförmig gewölbte Anlage des betreffenden Achselsprosses direct über der oberen Insertion des Tragblattes sich hervorwölbe, und 2. dass diese Anlage ein relativ grosses Stück des Kegelmantels in Anspruch nehme.

Ich habe bereits darauf hingewiesen, dass bei der Ausgliederung der oberen anwachsenden Seitensprosse alle Uebergänge von dem normalen bis zu dem von Čelakovský erwähnten Anlagemodus vorkommen, dass also die erstere Annahme als allgemein giltig ebenso wenig anzusehen ist, wie die zweite.

Čelakovský geht ferner auf die von Kolkwitz betonte Einheit des Primordiums ein. Wir haben bereits betont, dass diese im Sinne von Kolkwitz, wie sie Fig. 2 (pag. 381 der Ber. d. deutschen bot. Ges. 1899) zur Anschauung bringt, nicht aufrecht zu erhalten ist. Čelakovský berührt weiter die Frage der Berindung des Stengels und diejenige der Bürtigkeit der Seitensprosse. Er ist der Ansicht, dass die Berindung des Stengels ausschliesslich vom Blatt ausgehe, und dass die Achselsprosse stets blattbürtig seien.

Soweit meine Erfahrungen bei der Untersuchung von Symphytum und Anchusa über diese beiden Punkte reichen, kann ich die Ansicht von Čelakovský nicht bestätigen. Es ist kaum möglich, eine Anlage, wie sie Fig. 3 Taf. XII darstellt, als Ausgliederung des Tragblattes T zu bezeichnen.

Damit fällt auch, wenn man nicht der von Čelakovský vertretenen Sprossgliedlehre, die meiner Meinung nach doch zu viel des Problematischen und Unbewiesenen enthält, beipflichtet, die Hypothese, dass die Berindung des Stengels stets und ausschliesslich vom Blatt ausgehe.[4])

1) R. Kolkwitz, Ueber die Verschiebung der Axillartriebe bei Symphytum officinale. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1899, pag. 379—384.

2) L. J. Čelakovský, Ueber die Emporhebung von Achselsprossen. Ber. der deutschen bot. Ges. 1900, pag. 2—15.

3) L. J. Čelakosky, Die Gliederung der Kaulome. Bot. Ztg., 1900, pag. 79—114.

4) Tobler gelangt in seiner bereits pag. 99 erwähnten Untersuchung des peripherischen Stammgewebes im Gegensatz zu Čelakovský zu dem Resultate, dass das Rindengewebe ein ursprüngliches Stammgewebe sei.

Zusammenfassung der Resultate.

Ueberblicken wir zum Schluss nochmals die wichtigsten Resultate unserer Untersuchung.

Bei Symphytum officinale ist die Verzweigung des Vegetationskegels bei der Anlage der Inflorescenzen nicht constant, sondern variirend; am auffallendsten ist die Erscheinung an den oberen, sofort zur Inflorescenzentwickelung übergehenden Seitensprossen sowie besonders am Schlusse der primären Achse, wo es in extremen Fällen zur Verkümmerung der Terminalblüthe kommt.

Bei dem Doppelborragoid [1]) ist nach dem Dafürhalten des Verf. das eine, dem anderen in der Entwickelung vorauseilende Borragoid als Ausgliederung der Terminalblüthe, das andere Borragoid als Achselprodukt des α-Vorblattes aufzufassen, während das β-Vorblatt als steril zu bezeichnen ist.

Die häufig asymmetrische Form und die schiefe Insertion der Vorblätter wurden unter Berücksichtigung der Verhältnisse in erster Linie auf mechanische Factoren zurückgeführt.

Die Annahme von Kauffmann, dass bei Symphytum stets reine Dichotomie bei der Entwickelung der Inflorescenz vorliege, konnte nicht bestätigt werden.

Die Angabe von Goebel und von Krauss, dass bei Symphytum officinale ein monopodialer, dorsiventraler, den jungen Blüthen gegenüber durch seine Massigkeit ausgezeichneter Vegetationskegel vorliege, musste als unzutreffend bezeichnet werden.

Die Inflorescenz von Symphytum officinale wurde auf Grund der ontogenetisch-anatomischen Untersuchung und auf Grund phylogenetischer Erwägungen als zu den sympodialen Blüthenständen gehörig, dem Wickel nahestehend, aufgefasst.

Von den vielfachen Erklärungsversuchen des Phänomens des Einrollens der Inflorescenzen im jugendlichen Stadium konnte keine als befriedigend angesehen werden. Verf. gewann bei Symphytum officinale unter Berücksichtigung der gesammten, bei dieser Borraginacee auffallenden Erscheinungen den Eindruck, dass auch hier die mechanischen Factoren, welche nach seiner Meinung bei der Anwachsung der oberen Seitensprosse und ihrer Vorblätter bedingend mitwirken, eine Rolle spielen dürften.

Bei der Ausgliederung des Kelches wurde ein, sehr wahrscheinlich durch den Contact bedingter Wechsel in der Ausgliederungsfolge

---

1) Vgl. die Fussnote pag. 56.

der Sepalen festgestellt; besonders bei der Terminalblüthe der Doppelborragoide sowie bei der Terminalblüthe der primären Achse war dieser Wechsel zu constatiren.

Bei der Ausgliederung der Staubgefässe wurden weite Schwankungen beobachtet.

Die Annahme Winkler's, dass die neuen Organe am Scheitel in einer ganz bestimmten, für jede Pflanze specifischen und im Allgemeinen wohl constanten Verticalentfernung von der Spitze des Vegetationspunktes auftreten, lässt sich für Symphytum officinale nicht aufrecht erhalten.

Die Vorgänge am Vegetationskegel von Symphytum officinale bei Ausgliederung der Inflorescenzen sind nicht wohl vereinbar mit der Hypothese Winkler's, dass nicht jeder Punkt des Vegetationskegels dem anderen gleichwerthig sei, d. h. dass nicht alle Punkte Centren neuer Bildungsherde werden können. Auch der von Čelakovský vertretenen Sprossgliedlehre widersprechen unsere Beobachtungen; dagegen sprechen diese letzteren zu Gunsten der Schwendenerschen Hypothese, dass jeder Punkt am Vegetationskegel Centrum einer Neuanlage werden kann.

Die in den Achseln ihrer Tragblätter verbleibenden und die mit der Abstammungsachse verwachsenden Seitensprosse werden verschieden angelegt. Die ersteren sitzen bei ihrer Ausgliederung mit ihrer ganzen, horizontal verlaufenden Basis in der Achsel ihrer Tragblätter, während die letzteren mit ihrer mehr oder weniger vertical verlaufenden Basis mit der Abstammungsachse verbunden sind und bleiben.

Dieser Ausgliederungsmodus allein bedingt nach der Ansicht des Verf. die sogenannte Erscheinung des Anwachsens der Seitensprosse bei normaler Streckung der jungen Achse; besondere Hebungszonen oder Hebungscurven, wie sie Schumann und Kolkwitz annehmen, lassen sich nirgend nachweisen.

Die Ansicht Schumann's, dass die am Vegetationskegel weit heraufragenden jungen Anlagen eine gewisse Abänderung für den Ort der nächsthöheren Anlagen bedingen, trifft bei Symphytum officinale nicht zu, da bei demselben ebenso wie bei Anchusa officinalis die Ausgliederung der „oberen“ [1]) Seitensprosse, soweit unsere Beobachtungen reichen, an dem Ende der Achse beginnt und nach der Basis zu fortschreitet.

---

1) Vgl. pag. 60.

Als die wahrscheinliche Ursache der eigenthümlichen und so auffallend wechselnden Erscheinung des Anwachsens der oberen Seitensprosse an ihre Abstammungsachse musste der wechselnde Druck angesehen werden, den die älteren Laubblätter auf die jüngeren Anlagen ausüben, wobei die Thatsache bemerkbar ist, dass die oberen Tragblätter ähnliche Anwachsungserscheinungen zeigen, wie die in ihren Achseln befindlichen Seitensprosse.

Die bei Symphytum officinale am Stengel herablaufenden Flügel sind jedenfalls in der Hauptsache als Blattflügel und nicht als Stengelflügel zu bezeichnen.

Die Hypotese von Čelakovský, dass die Seitensprosse stets blattbürtig seien und dass die „Berindung" des Stengels stets und ausschliesslich vom Blatt ausgehe, trifft bei Symphytum officinale nicht zu.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Geh. Regierungsrath Professor Dr. Schwendener in Berlin auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für die Aufnahme und für die Anregung, die mir in seinem Institute zu Theil wurde.

Augustenberg, Grossh. badische landwirthschaftliche Versuchsanstalt, October 1901.

Figurenerklärung.

Die Figuren resp. deren Umrisse sind mit Ausnahme der schematischen Figg. 1 Taf. IX und 6 Taf. X, der Figg. 5 Taf. XII, 2, 3, 4 u. 5 Taf. XIII, sowie der Figg. 1, 2, 3 und 4 Taf. XV mit dem Abbé'schen Zeichenapparat gezeichnet. Es sind folgende Abkürzungen häufiger angewendet:

V = Vegetationskegel.	*α* = erstes Vorblatt.
B = Borragoid.	β = zweites Vorblatt.
DB = Doppelborragoid.	*S* = Kelchblatt.
T = Tragblatt.	*P* = Blumenblatt.
Tb = Terminalblüthe.	*St* = Staubgefässe.
Bl = Blüthe.	*C* = Carpiden.

Tafel IX.

Symphytum officinale.

Fig. 1. Junges Doppelborragoid, das ausser den beiden Vorblättern noch zwei weitere Blättchen hat; schematische Zeichnung.

„ 2. Junges Achselprodukt, das erst nach Ausgliederung mehrerer Laubblätter zur Inflorescenzbildung übergeht, in Vorderansicht. 70:1.

„ 3. Dasselbe in Oberansicht, die beiden Vorblätter sind abgeschnitten. 70:1.

Fig. 4. Junges Primordium aus der Achsel eines terminalen Blattes, das nach Anlage der beiden Vorblätter *α* und *β* sofort ein Doppelborragoid ausgliedert.

„ 5. *a* und *b* asymmetrische Vorblätter im Querschnitt, *c* ein ungefähr symmetrisches Vorblatt. 60 : 1.

„ 6. Eine primäre Achse mit den Tragblättern 1—9 und deren Achselprodukten in Oberansicht; die Tragblätter sind zum Theil abgeschnitten. *Tb* Terminalblüthe der primären Achse. DB^1 und DB^2 die beiden oberen Doppelborragoide. 32 : 1.

„ 7. Junges Achselprodukt mit den Vorblättern *α* und *β* in Vorderansicht. Das *α*-Vorblatt ist schwach entwickelt. 70 : 1.

„ 8. Junges Primordium mit den beiden Vorblättern *α* und *β* in transversalem Längsschnitt. 70 : 1.

„ 9. Junges Primordium in transversalem Längsschnitt, links das freie *α*, rechts das angewachsene *β*-Vorblatt. 70 : 1.

„ 10. Junges Doppelborragoid aus der Achsel des vorletzten Tragblattes einer primären Achse in transversalem Längsschnitt. Die Anlage des rechten Borragoids B^r sieht wie ein Achselprodukt aus, während die linke Anlage *H* aus dem mittleren Höcker, der Terminalblüthe *Tb*, hervorgeht. 70 : 1.

„ 11. Junges Doppelborragoid in transversalem Längsschnitt. 70 : 1.

„ 12. Junges Doppelborragoid in Vorderansicht. 70 : 1.

„ 13. Junges Doppelborragoid in transversalem Längsschnitt. 70 : 1.

„ 14. Achselprodukt eines terminalen Tragblattes in transversalem Längsschnitt. Das *β*-Vorblatt trägt in seiner Achsel eine sehr kleine Anlage, während auf der Seite des *α*-Vorblattes sich eine weit hinauf ragende Ausgliederung befindet und der mittlere Körper „Dichotomie“ zeigt. 70 : 1.

„ 15. Dasselbe Achselprodukt in Oberansicht. 70 : 1.

„ 16. Junges Doppelborragoid in Vorderansicht. Die Anlage des Borragoids links tritt bedeutend aus dem Tragblatt nach vorn hervor. 70 : 1.

„ 17. Das gleiche Doppelborragoid, wie in Fig. 12, in transversalem Längsschnitt. 70 : 1.

„ 18. Terminales Achselprodukt; das linke Vorblatt ist abgeschnitten. 70 : 1.

Tafel X.

Symphytum officinale.

Fig. 1. Junges Doppelborragoid (Oberansicht) aus der Achsel des viertletzten Tragblattes. In der Mitte die Terminalblüthe *Tb*, B^r die Anlage des rechten Borragoids. 70 : 1.

„ 2. Doppelborragoid (schematische Figur); in der Achsel des *α*-Vorblattes sind acht, in der des *β*-Vorblattes neun Blüthen.

„ 3. Junges Doppelborragoid, etwas weiter entwickelt, wie das in Fig. 1 (vgl. Fig. 5). 70 : 1.

„ 4. Dasselbe von hinten gesehen; die Terminalblüthe steht bedeutend den beiden Anlagen rechts und links gegenüber vor. 70 : 1.

„ 5. Ein ähnliches Stadium. Das junge Doppelborragoid liegt auf der Rückseite, zeigt also die phylloscope Seite. Die rechte Anlage hängt oben nicht mit der Terminalblüthe zusammen, wie die linke, welche nur durch eine flache Rinne von derselben getrennt ist. *Tb* Terminalblüthe des Doppelborragoides, Bl^2 erste Blüthe des linken Borragoides. (Ausgliederung der Terminalblüthe *Tb*.) Bl^1 erste Blüthe des rechten Borragoides.

Fig. 6. Zellengruppirung des Borragoidvegetationskegels bei Ausgliederung der Blüthen. (Schematische Zeichnung.)

„ 7. Junges Doppelborragoid, etwas weiter entwickelt, wie das in Figg. 3, 4 und 5 (Oberansicht). 70 : 1.

„ 8. Einzelborragoid; entwickelteres Stadium wie in Fig. 7. 70 : 1.

Fig. 9. Doppelborragoid in Vorderansicht; rechts ist die vertical verlaufende Furchung bereits deutlich sichtbar, während links nur die Quertheilung vorhanden ist. 70 : 1.

„ 10. Doppelborragoid (Vorderansicht), etwas weiter entwickelt. 70 : 1.

„ 11. Doppelborragoid in etwas vorgeschrittenerem Zustande (Oberansicht). 70:1.

„ 12. Doppelborragoid, etwas älteres Stadium (Oberansicht). 70 : 1.

„ 13. Doppelborragoid (Vorderansicht); es sind rechts ausser der Terminalblüthe bereits fünf Anlagen vorhanden, die beiden Vorblätter sind entfernt. 70 : 1.

„ 14. Doppelborragoid (Vorderansicht), etwas weiter entwickelt; die beiden Vorblätter sind entfernt. 70 : 1.

Tafel XI.

Figg. 1—15: Symphytum officinale.

Fig. 1. Contactbild aus der Scheitelregion einer primären Achse. T und T^1 Tragblätter von Doppelborragoiden, Tb Terminalblüthe der primären Achse, Tb^1 und Tb^2 Terminalblüthen der beiden obersten Doppelborragoide α^1, β^1, α^2 und β^2 deren Vorblätter. 70 : 1.

„ 2. Ende eines Borragoides nach Ausgliederung von 10 Blüthen. Auffallend ist der Umstand, dass die grosse Blüthe links noch keine Staubgefässanlagen zeigt. 70 : 1.

„ 3. Ende eines alten, bereits an der Grenze der Entwickelungsfähigkeit angelangten Borragoides. 70 : 1.

„ 4. Ende eines jüngeren Borragoides (Oberansicht). 70 : 1.

„ 5. Dasselbe; optischer, medianer Längsschnitt in der Richtung der Linie l. 70:1.

„ 6. Dasselbe; transversaler Längsschnitt durch die untere, breitere Partie an der Richtung der Linie l^1. 70 : 1.

„ 7. Junges Doppelborragoid, transversaler Längsschnitt. 70 : 1.

„ 8. Ende einer primären Hauptachse, die Anlage der beiden obersten Doppelborragoide DB^1 und DB^2 zeigend. 60 : 1.

„ 9. Dasselbe; die Anlage der beiden letzten Doppelborragoide DB^1 und DB^2 der zwei obersten Tragblätter von der Seite gesehen. 60 : 1.

„ 10. Ende einer primären Achse mit vier jungen Doppelborragoiden in der Oberansicht. Tb Anlage der Terminalblüthe der primären Achse, T^1, T^2, T^3 und T^4 die vier obersten Tragblätter. 70 : 1.

„ 11. Doppelborragoid aus dem obersten Theile einer primären Hauptachse, die Contactverhältnisse bei Anlage des Kelches der Terminalblüthe des Doppelborragoides zeigend. Tb Terminalblüthe der primären Hauptachse, S deren erstes Kelchblatt, Tb^1 Terminalblüthe eines Doppelborragoides, T dessen Tragblatt, α und β Vorblätter, Bl, Bl^1, Bl^2 die der Reihe nach ausgegliederten Blüthen des linken Borragoids, V dessen Vegetationskegel, Bl^3 und Bl^4 die Blüthen des rechten Borragoides, V^1 Vegetationskegel des letzteren, Sr^1 das erste Kelchblatt der Blüthe Bl^3, T^0 das Tragblatt des letzten obersten Doppelborragoides, α^1 und β^1 dessen Vorblätter. 32 : 1.

„ 12. Das Ende einer primären Hauptachse, Tb die Terminalblüthe der letzteren, Tb^1 und Tb^2 die Gipfelblüthen zweier Doppelborragoide. 70:1.

„ 13. Ende eines jungen Doppelborragoides, die älteste Blüthe hat soeben die Staubgefässe angelegt. 70 : 1.

„ 14. Drei junge Blüthen aus einem Borragoide, die verschiedene Grösse der Staubgefässanlagen zeigend. Das Präparat erregt den Anschein einer der Grösse der einzelnen Anlagen entsprechenden zeitlichen Ausgliederung der Stamina. 60 : 1.

„ 15. Junge Blüthe zur Zeit der Anlage der Carpiden im Querschnitt. Die Blüthe gehört zur Kategorie No. 3 unserer Eintheilung. 52 : 1.

„ 16. Cerinthe minor. Junge Blüthe zur Zeit der Anlage der Carpiden. 70:1.

„ 17. Dieselbe. Junges Borragoid aus der Achsel eines mittleren Blattes einer basalen Seitenachse in Oberansicht. Br^1, Br^2, Br^3 Begleitblätter. 70 : 1.

Tafel XII.

Figg. 1—4: Anchusa officinalis.

Fig. 1. Nicht anwachsende, junge Achselknospe des dritten Blattes einer primären Hauptachse mit Tragblatt *T* in transversalem Längsschnitt. *A* Abstammungsachse. Die Emergenzen sind nicht mitgezeichnet. 60 : 1.

„ 2. Eine etwas entwickeltere Achselknospe des fünften Blattes einer primären Hauptachse in transversalem Längsschnitt, *T* Tragblatt, *A* Abstammungsachse. Die Emergenzen sind nicht mitgezeichnet. 60 : 1.

„ 3. Längsschnitt eines jungen, basalen Seitensprosses mit mehreren Laubblättern, die erste Ausgliederung des anwachsenden Seitensprosses *S* zeigend. 94 : 1.

4. Längsschnitt durch den Scheitel einer primären Hauptachse, die Ausgliederung der oberen anwachsenden Seitensprosse A, A^1 und A^2 zeigend. DB^1 oberstes Doppelborragoid. 52 : 1.

„ 5. Taraxacum officinale. Blüthenschaft mit zwei angewachsenen Laubblättern. 1 : 3.

Tafel XIII.

Symphytum officinale.

Fig. 1. Längsschnitt durch einen der untersten anwachsenden Seitentriebe mit Abstammungsachse. 60 : 1.

„ 2—5. Vier aufwärts auf einander folgende Stengelpartien derselben Achse mit einem normalen und drei angewachsenen Seitensprossen und deren Tragblätter. 1 : 1.

„ 6. Querschnitt einer solchen Stelle der Achse, an welcher sich das Tragblatt *T* abtrennt, während der Seitenspross *S* noch mit der Achse verwachsen ist. T^1 das angewachsene nächst höhere Tragblatt. 52 : 1.

Tafel XIV.

Symphytum officinale.

Fig. 1. Längsschnitt einer Stengelpartie mit dem angewachsenen Seitenspross *S*, *T* dessen Tragblatt. Einige zerschnittene Spiralzellen wurden nicht mitgezeichnet. 94 : 1.

„ 2. Querschnitt durch den basalen Theil eines jungen Doppelborragoides, *B* das angewachsene β-Vorblatt. 94 : 1.

Tafel XV.

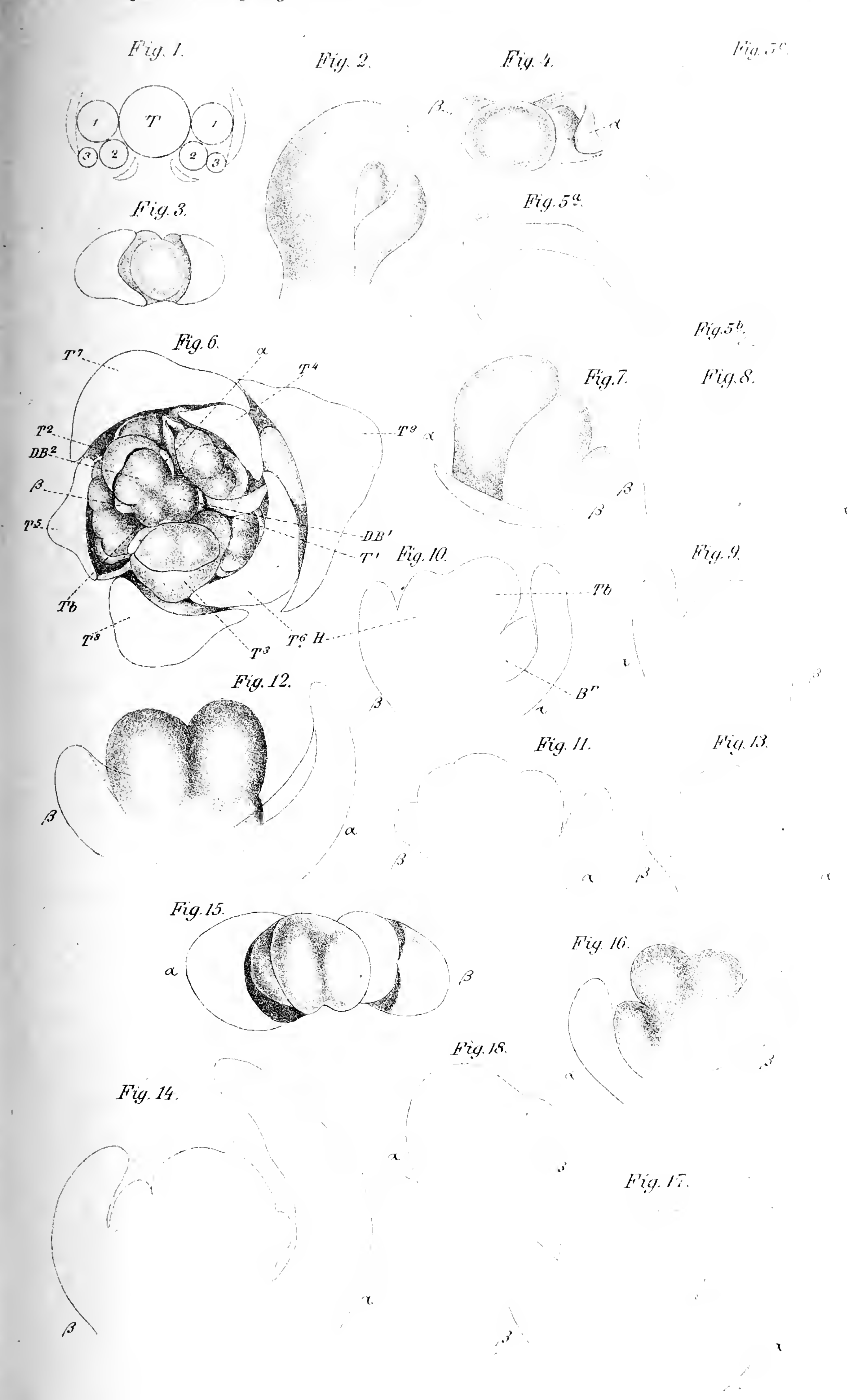
Fig. 1. Doppelborragoid aus der oberen Region einer primären Hauptachse von Symphytum officinale. 1:2.

„ 2. Doppelborragoid aus der oberen Region einer primären Hauptachse von Symphytum officinale. 1:4.

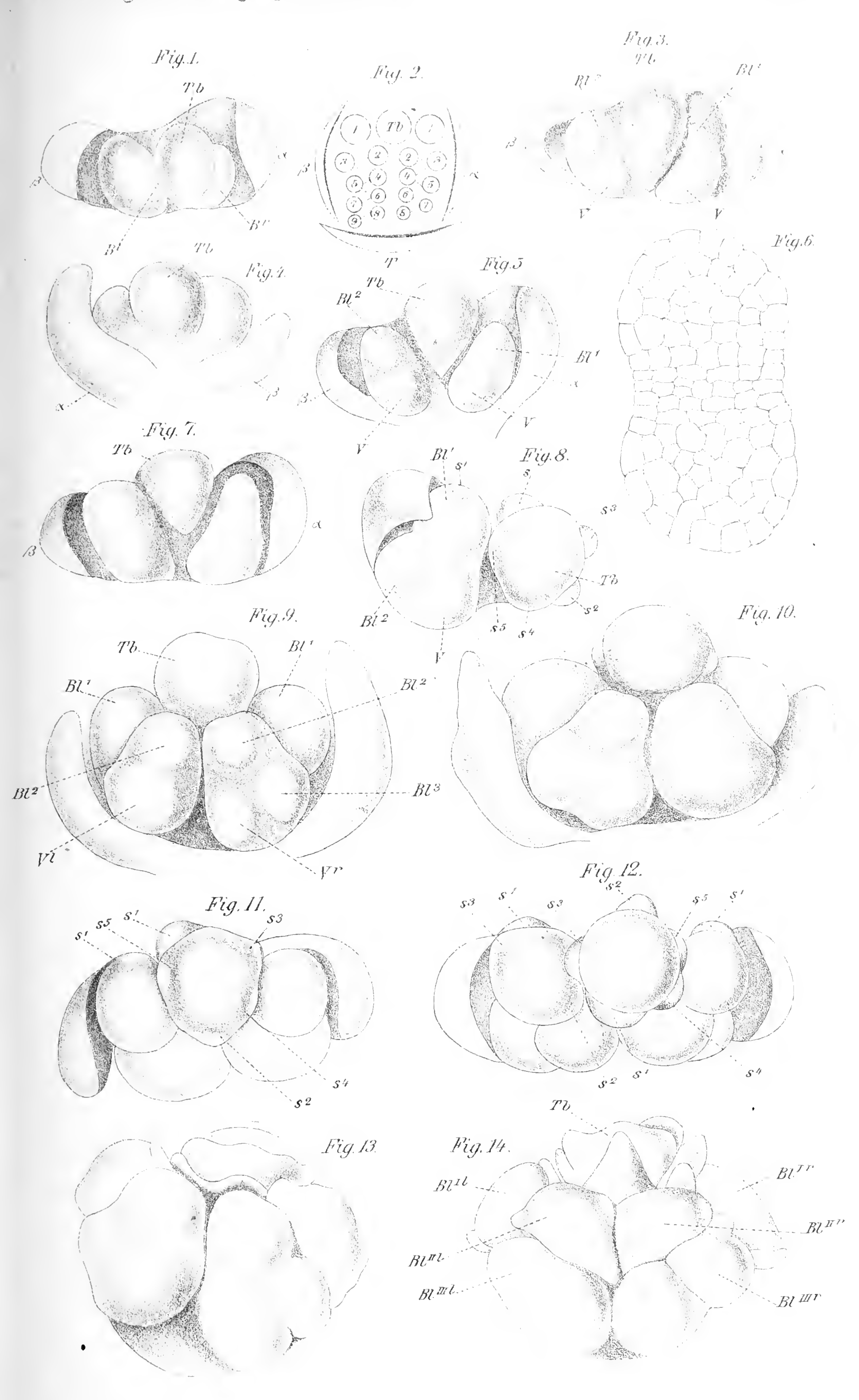
„ 3. Letztes, oberstes Doppelborragoid einer primären Hauptachse mit der Terminalblüthe der letzteren von Symphytum officinale. 1:4.

„ 4. Inflorescenz von Silene dichotoma. 1:1.

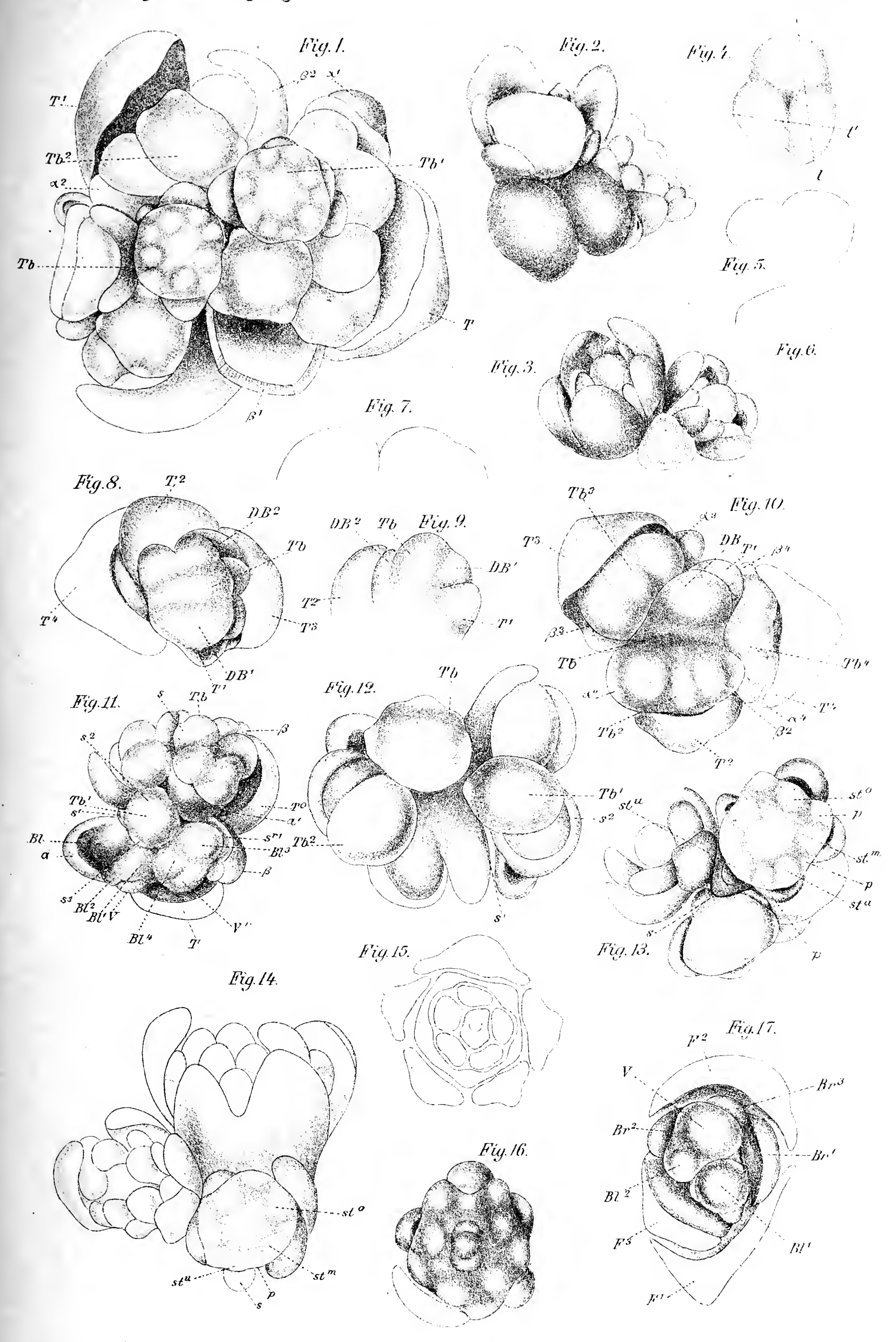
„ 5. Längsschnitt durch das Ende einer primären Hauptachse von Symphytum officinale. 16:1.



Franz Rath del.



Franz Muth del.



Franz Muth del.

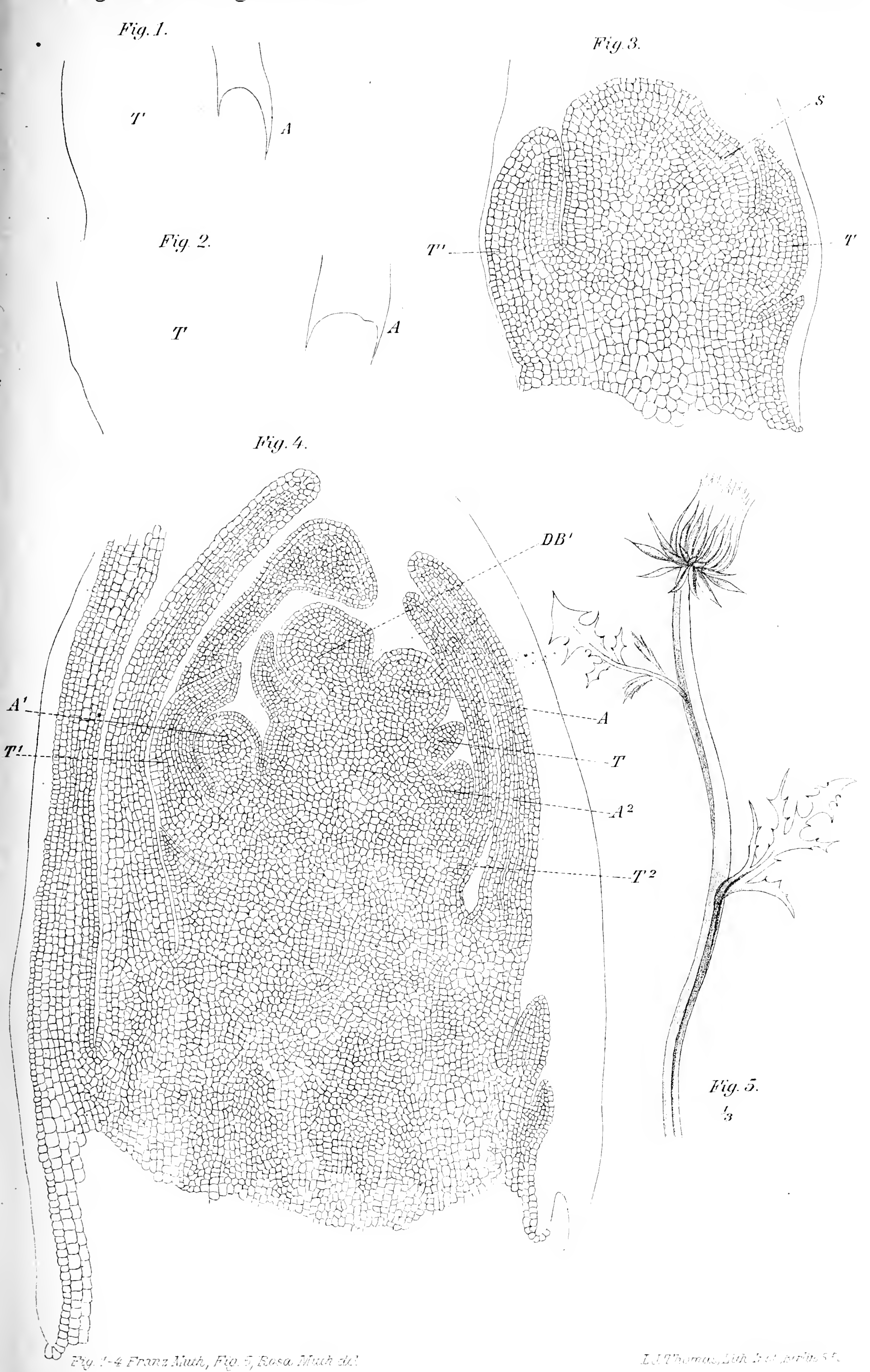


Fig. 1-4 Franz Muth, Fig. 5, Rosa Muth del.

L. J. Thomas, Lith. Inst. Berlin S. 53.



Fig. 2-5 Rosa Muth, Fig. 1 u. 6 Franz Muth del.

Fig. 1.

S

T

T'

Fig. 2.

B



Fig. 1–4 Rosa Matz, Fig. 5 Franz Knoll del.

Studien über die Wurzeln krautiger Pflanzen.

I. Ueber die Formbildung der Wurzel vom biologischen Gesichtspunkte.

Von

T. Freidenfelt.

(Mit Tafel XVI—XIX und 20 Textfiguren.)

Die vorliegende Untersuchung wurde im Zusammenhang mit umfassenden anatomischen Wurzelstudien vor mehreren Jahren angefangen und lag schon im Jahre 1900 im Wesentlichen fertig vor. Aus mehreren Gründen habe ich nicht, wie es ursprünglich meine Absicht war, die anatomischen Untersuchungen und Resultate, von denen ich in „Botaniska Notiser" 1900 in grösster Kürze einiges berichtet habe, gemeinschaftlich mit dieser Arbeit veröffentlichen können. Sie werden indessen recht bald dem Drucke überliefert werden. Ich habe deshalb auch schon in dem dieser Abhandlung beigefügten Litteraturverzeichniss die anatomische Litteratur aufgenommen, um eine Zusammenstellung der Wurzellitteratur auf einer Stelle zu geben.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. F. W. C. Areschoug, auf dessen Veranlassung ich meine Wurzeluntersuchungen vorgenommen habe, bitte ich hiermit für die manchen Rathschläge, die mir von seiner Seite gütigst zu Theil wurden, meinen aufrichtigen Dank sagen zu dürfen. Ihm und seinen Nachfolgern, den Herren Professoren S. Berggren und B. Jönsson bin ich ebenso zu grossem Dank verpflichtet für die liebenswürdige Liberalität, mit der sie mir die reichen Sammlungen des botanischen Instituts zu Lund zur Verfügung gestellt haben.

I. Einleitung.

Als man zuerst den Pflanzenkörper von biologischen Gesichtspunkten zu betrachten anfing, war es naheliegend, die Aufmerksamkeit zuerst den oberirdischen Theilen zu widmen. Sie waren der Beobachtung und dem Experimente am leichtesten zugänglich, sie boten durch ihre Vielförmigkeit und den Reichthum der Function

das grösste Interesse dar. Besonders das Blatt ist ja in einer grossen Anzahl experimenteller und beschreibender Untersuchungen, welche die Aufklärung seiner Biologie bezweckt haben, behandelt worden, und auch der Stamm ist von diesem Gesichtspunkte von mehreren Verfassern (Areschoug, Costantin, Hj. Nilsson, Rothert, Warming u. A.) untersucht worden.

Dagegen ist die Wurzel, was die Klarstellung ihrer Biologie betrifft, sehr stiefmütterlich behandelt worden. Allerdings haben ja betreffend den rein anatomischen und histologischen Bau eine grosse Anzahl beschreibender Abhandlungen, die doch nicht mit den auf Stamm und Blatt sich beziehenden Arbeiten zu vergleichen sind, das Licht erblickt, und zwar haben sich besonders die französischen Forscher auf diesem Gebiete hervorgethan, allein, wie schon hervorgehoben, die vergleichende Biologie und Morphologie der Wurzel ist bis jetzt wenig studirt worden. Demgemäss ist es meistens in Arbeiten mit anderem Hauptzwecke, wo zerstreute Angaben von Interesse über die Biologie der Wurzel angetroffen werden, was natürlich einen Ueberblick über den thatsächlichen Bestand unseres Wissens auf diesem Gebiete in hohem Grade erschwert.

Die Function der Wurzel ist bekanntlich im Wesentlichen eine zweifache: sie dient dazu, die Pflanze im Substrate zu befestigen und die in demselben vorhandenen, für das Gedeihen der Pflanze nöthigen Wasser- und Salzquantitäten aufzunehmen, um diese zu den Stammtheilen zu befördern. Dazu kommt als eine dritte, in vielen Fällen zurücktretende oder ausfallende, in anderen zum Hauptzweck gewordene, die Function als Speicherort für nicht unmittelbar im Pflanzenkörper zur Verwendung gelangende Stoffe zu dienen. In directer Beziehung zu diesen drei Functionen und demgemäss die Organisation der Wurzel beeinflussend stehen dann einerseits die in Unendlichkeit wechselnde chemische und physikalische Beschaffenheit des Substrates (Porosität, Wassergehalt, Luftgehalt, Nährgehalt u. s. w.), anderseits das oberirdische System, das immer mit dem Wurzelsystem in genau abgepasster Correlation steht.

Was nun zuerst die Wurzel als Saugorgan betrifft, so ist es einleuchtend, dass in dieser Beziehung dasjenige Organ das Grösste leistet, welches die grösste absorbirende Oberfläche besitzt. Der thierische Organismus zeigt in mehreren Organen Illustrationen zu diesem Satz. Besonders eine Organgruppe bietet instructive Parallelen zu den verschiedenen Wurzelformen. Die Respirationsorgane zeigen in Bezug auf den Grad ihrer Leistungsfähigkeit, d. h. in diesem Falle

in Bezug auf den Grad ihrer Oberflächenentwickelung, viele Serien von Uebergängen von den einfachen fadenähnlichen Kiemen, die bei manchen im Wasser lebenden niedrigen Formen angetroffen werden (z. B. gewissen Borstenwürmern, niederen Krebsthieren), zu den besen- oder fiederförmigen Kiemen anderer Borstenwürmer, der höheren Krebsthiere, niederer Wirbelthiere bis hinauf zu dem höchst zusammengesetzten, auf Athmung in der Luft eingerichteten Bronchialbaum der Säugethiere. Ebenso kann man für die Wurzel in Bezug auf die Oberflächenentwickelung eine lange Serie aufstellen und zwar ausgehend von den geraden, unverzweigten, keine Wurzelhaare führenden Wurzeln, die bei manchen Wassergewächsen und auch bei anderen Pflanzen das Saugorgan darstellen, durch die fiederähnlichen, mit einfachen Nebenwurzeln versehenen Wurzeln anderer Wasserpflanzen bis zu den äusserst reich verzweigten, mit unzähligen Wurzelhaaren versehenen Wurzeln der meisten trockeneren Standorten angepassten Gewächse.

Das in Bezug auf die Absorption leistungsfähigste Wurzelsystem ist also dasjenige, welches die grösste Oberfläche besitzt. Allein wie kommt in diesem Falle die möglichst grosse Oberfläche zu stande?

Wenn wir jede Wurzel erster Ordnung für sich betrachten, so leuchtet es ein, dass dieselbe um die möglichst grosse Oberflächenausdehnung zu erreichen, sich in Zweige auflösen muss, welche Zweige sich ihrerseits in derselben Weise verhalten müssen. Da offenbar nur eine gewisse Menge plastischen Materials zur Verfügung steht, so müssen ferner die Zweige möglichst dünn werden, in welchem Falle sie sich auch in möglichst geringem Maasse gegenseitig beeinträchtigen. Sie müssen schliesslich mit so vielen Wurzelhaaren wie nur möglich bekleidet sein.

Die zweite Hauptaufgabe der Wurzel besteht, wie schon hervorgehoben, darin, als Befestigungsorgan zu dienen. Welche Form besitzt nun das am meisten effective Befestigungsorgan? Die als Haftorgan am meisten effective Wurzel (wir betrachten fortwährend jede Wurzel erster Ordnung für sich) ist offenbar eine möglichst kräftige und tiefgehende Wurzel, die sich wenigstens erst gegen die Spitze zu in Zweige auflöst und wo keine grössere Menge von den Wurzelstamm schwächenden (wir müssen fortwährend im Auge behalten, dass die Menge plastischen Materials eine begrenzte ist) Zweigen gebildet werden oder wo die gebildeten Zweigen kräftig sind. Die ideale Speicherwurzel muss wiederum diejenige sein, welche das möglichst grosse innere Volumen besitzt, d. h. bei einer gegebenen Stoffquantität diejenige

Wurzel, welche aus möglichst wenigen Stämmen besteht, die also möglichst unverzweigt ist und die zu gleicher Zeit die kürzesten und leichtesten Ausfuhrwege für die in derselben gespeicherten Stoffe nach den entsprechenden Bestimmungsorten besitzt.

Schon diese theoretischen Erwägungen haben uns also gezeigt, dass die idealen Formen der Wurzel, falls jede ihrer Functionen für sich berücksichtigt wird, recht erheblich von einander abweichen.

Welche Wurzelform kann dann als die am meisten ideale betrachtet werden? Offenbar diejenige, welche so viel wie möglich einer jeden der gestellten Anforderungen entspricht, oder mit anderen Worten, die glücklichste Combination der verschiedenen Idealtypen.

Welche von den faktisch existirenden Wurzeltypen kommt dann dieser idealen Wurzelform am nächsten?

Bevor wir diese Frage zu beantworten suchen, dürfte es angemessen sein, zuerst eine kurze Uebersicht über den Einfluss der Bodenqualität auf die Wurzelorganisation zu geben und dann die in der Natur existirenden Wurzelformen zu betrachten.

II. Der Einfluss der Aussenwelt auf die Formbildung der Wurzel.

Das Medium, in welchem eine Wurzel leben kann, ist ja von überaus wechselnder Beschaffenheit; Wurzeln können leben und ihre Functionen erfüllen in Luft, in strömendem sowie in stillstehendem Wasser, in Süsswasser und im Meer, in Böden der verschiedensten Beschaffenheit, vom wassergesättigten fetten Schlamme bis zum fast lufttrockenen, äusserst nahrungsarmen Sande, auf Salzsteppen, bei Temperaturen von $\pm 0^{0}$ C. und darunter bis zu den hohen Wärmegraden, welche in den dünnen Bodenschichten auf von der Sonne durchglühten Felsen und Sandfeldern der tropischen Wüsten herrschen — und es kann nicht bezweifelt werden, dass die äussere und innere Organisation der Wurzel von den Wechselungen eines jeden dieser Factoren beeinflusst wird.

Was zuerst den Einfluss der Temperatur auf die Wurzelorganisation betrifft, so liegen, so viel ich habe finden können, darüber keine Angaben vor, und selbst bin ich nicht in der Lage gewesen, diese Verhältnisse experimentell zu untersuchen.

Durch die experimentellen Untersuchungen von Sachs, Vesque, Kosaroff u. A. wissen wir, dass die Temperatur die Absorption beeinflusst, und es ist wohl zu vermuthen, dass eine analoge, wenn auch schwächere und schwieriger nachweisbare Einwirkung auf die Organisation stattfindet, d. h. dass ein erhebliches Heruntersinken der Tem-

peratur unter das Optimum eine Herabsetzung nicht nur der Wasseraufnahme, sondern auch der Ausbildung der Wurzel für die Wasseraufnahme bedingt.

Die Luft ist ja auf Grund ihres Sauerstoffgehaltes eine Lebensbedingung für alle lebende Organe, folglich auch für die Wurzel, und es steht deshalb schon von vornherein zu erwarten, dass der Luftgehalt des die Wurzel umgebenden Medium auf deren Ausbildung einwirken wird.

Was zuerst die Wurzeln, welche normalerweise in der Luft leben, d. h. die Luftwurzeln, betrifft, so zeigen diese bekanntlich erhebliche Abweichungen von den bei den Bodenwurzeln obwaltenden Verhältnissen, und zwar sowohl bezüglich der Form wie der Structur; da sie indessen ausserhalb des Planes dieser Untersuchungen fallen, so verweise ich hinsichtlich dieser Wurzeln auf die einschlägige Litteratur.

Was dagegen den Einfluss der Luft auf gewöhnliche, in der Luft ausgebildete, Wurzeln betrifft, so sind darüber Beobachtungen und Versuche angestellt worden von Wagner, Costantin, Schwarz, Mer u. A.

Die anatomischen Verhältnisse werden wir künftig etwas näher ins Auge fassen; in diesem Zusammenhange will ich nur hervorheben, dass es sich herausgestellt hat, dass der Luftgehalt des Medium vor Allem auf die Bildung der Wurzelhaare einen Einfluss ausübt. Die Bildung von Wurzelhaaren geschieht am ausgiebigsten in der Luft, n. b. wenn diese den optimalen Feuchtigkeitsgehalt (der unterhalb dem Maximum gelegen ist) besitzt. Die habituellen Eigenthümlichkeiten derjenigen Wurzelsysteme, welche in der Luft ausgebildet worden, sind für unsere Aufgabe ohne Interesse, da sie offenbar pathologisch sind.

In Bezug auf diejenigen Wurzeln, welche unter normalen Verhältnissen im Boden leben, ist es offenbar schwer zu entscheiden, in welchem Maasse gerade der Luftgehalt des Bodens die verschiedene Ausbildung in verschiedenen Bodenqualitäten bewirkt, indem gleichzeitig mit dem Luftgehalt auch die physikalische und chemische Beschaffenheit der Bodenarten geändert werden. Auch hier wären genaue wissenschaftliche Versuche von Nöthen. So viel steht indessen fest — und dies wird auch von den landwirthschaftlichen Erfahrungen bestätigt —, dass, je reicher an Luft eine Bodenart ist, um so grössere Wurzelmasse und um so reichlichere Wurzelhaare von den in diesem Boden wurzelnden Pflanzen gebildet werden, wie auch andererseits, dass eine Verminderung des Luftgehalts des Bodens eine beschränkte

Bildung von Wurzeln und Wurzelhaaren bedingt. — Auch die Zusammensetzung der Bodenatmosphäre, die bekanntlich nicht unerheblichen Schwankungen unterworfen ist, dürfte in gewissem Grade die Wurzelbildung beeinflussen; in welcher Weise, wissen wir nicht.

Der Luftgehalt einer oberflächlich gelegenen Bodenschicht kann in der freien Natur wesentlich auf zwei verschiedene Weisen herabgesetzt werden, und zwar entweder dadurch, dass die Bodenpartikeln dichter zusammengepackt werden und die lufterfüllten Zwischenräume demgemäss kleiner, oder aber dadurch, dass diese Zwischenräume mit Wasser gefüllt werden. Auf den letzteren Fall werden wir im Folgenden, wenn es sich um den Einfluss des im Boden vorhandenen Wassers auf die Wurzel handelt, zurückkommen. Im ersteren Falle stellt sich wiederum eine Aenderung der physikalischen Qualität des Bodens ein, indem dieser härter wird und dem Wachsthum der Wurzeln einen grösseren Widerstand bietet, eine Verschlechterung, die in gewissen Fällen von noch grösserer Bedeutung als der verminderte Luftgehalt sein dürfte. Figg. 1 und 2 Taf. XVI veranschaulichen den Unterschied zwischen den Wurzelsystemen zweier Individuen, welche spontan dicht an einander auf völlig gleichartigem Boden (Gartenerde) gewachsen waren, von denen aber das eine (Fig. 1) an einer Stelle, wo der Boden locker, das andere (Fig. 2), wo derselbe zugestampft war, eingesammelt wurde. Verschiedene Bodenarten üben zweifelsohne auch durch die Verschiedenheit ihrer physikalischen Eigenschaften an sich einen formbestimmenden Einfluss auf die unterirdischen Theile aus. Auf lockeren Bodenarten findet man vorzugsweise Pflanzen mit langgestreckten unterirdischen Stammorganen und langen Wurzeln, auf steifem Lehmboden dagegen herrschen Formen mit zusammengezogenem Erdstamme und senkrecht abwärts dringenden, in Bündeln gebildeten Wurzeln. (Vgl. 415, pag. 149 ff.; 483, pag. 38 f.)

Ein näheres Eingehen auf diese Fragen wäre gegenwärtig wenig lohnend. Ich hoffe künftig Gelegenheit zu finden, speciell bezüglich der Wurzeln auf diese sowohl theoretisch wie praktisch wichtigen Fragen zurückzukommen.

Im engen Zusammenhange mit der physikalischen Qualität des Bodens steht seine chemische Natur. Vorläufig werden wir uns darauf beschränken, den Zusammenhang zwischen den nothwendigen Nährstoffen und der Wurzelbildung zu betrachten. Hierüber finden sich Angaben von mehreren Verfassern. Moeller (291) hat, um den Einfluss des Nahrungsmangels auf den Nanismus

klarzustellen, Haferkeimlinge in Nährlösungen verschiedener Concentrationen erzogen. Er benutzte vier Nährlösungen, von der Concentr. 1, 0,5, 0,1, 0,05 p. m. — Es stellte sich heraus, dass in der ersten Lösung, die ja die am meisten normale ist, die Ausbildung sowohl der ganzen Pflanze, wie ihrer verschiedenen Theile (auch des Wurzelsystemes) am grössten ausfiel, und dass in den zwei folgenden die ganze Pflanze und das Wurzelsystem gleichmässig nach Maass und Gewicht abnahmen. In der letzten Nährlösung dagegen (0,05 p. m.) ist das Wurzelsystem allerdings absolut kleiner als in den anderen Lösungen, allein relativ, d. h. im Verhältniss zum Sprosssystem, ist es doppelt grösser. In der 1 p. m.-Cultur verhält sich das Gewicht des Wurzelsystemes zum Gewicht des Sprosssystemes wie 1 : 5,67, in der Salzhungercultur (0,05 p. m.) hingegen wie 1 : 2,29 (291, pag. 170). Das Aussehen des Wurzelsystemes ist auch in dieser letzteren Cultur ein ganz anderes als in den vorhergehenden. In den drei ersten Lösungen bildet es einen „dicht verfilzten Ballen", indem die mässig langen Wurzeln erster Ordnung sehr zahlreiche Nebenwurzeln tragen, in der letzten dagegen sind die Wurzeln unverhältnissmässig lang, aber arm an Nebenwurzeln. Nahrungsmangel kann also Nanismus hervorrufen, wobei eine Reduction sowohl der oberirdischen Theile, wie des Wurzelsystemes stattfindet, allein weil ersteres von dieser Reduction am meisten betroffen wird, so kommt anscheinend eine Begünstigung des Wurzelsystemes auf Kosten der oberirdischen Theile zu stande.[1]) Tunker und Seelhorst (433) haben auch durch Versuche constatirt, dass ein reichlicher Vorrath von Nährstoffen im Boden zu kräftiger Wurzelbildung reizt. Auf der anderen Seite hat es sich herausgestellt, dass eine allzu reichliche Menge von Nährstoffen einen ungünstigen Einfluss auf die Ausbildung des Wurzelsystemes ausübt. So fand Nobbe (504, pag. 22), dass in einer Nährlösung von 10 p. m. die angelegten Nebenwurzeln nicht zur Ausbildung gelangten.

Die nothwendigen Nährstoffe, als ein Ganzes betrachtet, haben also, wie es auch, nach dem was wir später sehen sollen, mit

1) Gauchery (131), der neulich eine eingehende und umfassende Untersuchung dem „constitutionellen Nanismus", d. h. spontan gebildeten Zwergformen, die unter denselben Verhältnissen wie die normal ausgebildeten Individuen gewachsen, gewidmet hat, hebt hervor (pag. 154), dass jene keineswegs mit den unter dem Einflusse äusserer Agentien entstandenen Zwergformen identisch sind; bei ersteren (nains constitutionels des Verfassers) sind die unterirdischen Theile (das Wurzelsystem) im Ganzen mehr reducirt als die oberirdischen Theile im Ganzen (pag. 149).

dem Wasser der Fall ist, in ihrem Verhalten zum Wurzelsystem ein Minimum, ein Optimum und ein Maximum.

Was den Einfluss der einzelnen Nährstoffe betrifft, so liegen auch darüber einige Beobachtungen vor. So hat Dassonville (69—71) eine umfassende Versuchsserie auch über die Einwirkung der Mineralsalze auf den Habitus und die innere Structur des Wurzelsystemes angestellt.

Auch Romanus (505) hat gelegentlich seiner Studien über die Functionen der Mineralbasen ihren verschiedenen Einfluss auf die Wurzelbildung berührt.

Es dürfte kaum angemessen sein, in diesem Zusammenhange auf eine nähere Darstellung der von den resp. Verfassern gewonnenen Resultate bezüglich der Einwirkung der einzelnen Mineralsalze einzugehen, besonders da diese Resultate einander in wichtigen Punkten widersprechen und die betreffenden Verhältnisse keineswegs aufgeklärt sind. Ich werde nur als sicher festgestellte Thatsachen hervorheben, dass ein geeignetes Kalksalz immer eine begünstigende Einwirkung auf das Wurzelsystem, das beim Vorhandensein eines solchen immer kräftiger entwickelt wird als in dessen Abwesenheit, ausübt, sowie auch dass das Wurzelsystem beim Vorhandensein sämmtlicher nothwendigen Mineralbasen seine kräftigste Entwickelung erreicht.

Speciell über die Einwirkung des Stickstoffes auf die Wurzel sind Versuche von Müller-Thurgau (302) angestellt worden.

Nach dem im Bot. C. erschienenen Referate seiner jüngsten vorläufigen Mittheilung[1]) hat der Verf. constatirt, dass die Wurzelbildung in einer stickstoffhaltigen Nährlösung reichlicher ist und die Wurzelsysteme stärker verzweigt wie in einer stickstofffreien Lösung. Auf Grund der ausgiebigeren Bildung von Nebenwurzeln sind die Wurzeln in der ersteren Lösung weniger langgestreckt, obwohl der Längenzuwachs der einzelnen Wurzel vom Stickstoff begünstigt wird. Die Unterschiede in Bezug auf die Ausbildung der Wurzeln in einer stickstoffhaltigen und stickstofffreien Lösung treten nur für den Fall deutlich hervor, dass die Blätter gesund sind und genügend Licht erhalten[2]) und demgemäss die Zuckerzufuhr zu den Wurzeln ausreichend ist.

Wir kommen nun zu dem Factor, welcher, wie allgemein anerkannt wird, den weitaus grössten Einfluss auf die Ausgestaltung und den Bau der Wurzel ausübt, nämlich das Wasser.

---

1) Das Original habe ich nicht gesehen.

2) Gesperrt von mir.

Der Einfluss des Wassers auf die Organisation der Wurzel ist der Gegenstand einer sehr grossen Anzahl von Versuchen und Beobachtungen gewesen; in der nächsten Abhandlung werde ich auf diese Frage zurückkommen, insofern es sich um den inneren Bau handelt, und berücksichtige in diesem Zusammenhang nur die äussere Form.

Es wurde schon im Vorhergehenden hervorgehoben, dass die Ausbildung des Wurzelsystems in einer bestimmten Beziehung zum Wasser- und Nährsalzbedarf der Pflanze steht und stehen muss. Wenn das Wurzelsystem zu schwach entwickelt wäre, d. h. wenn die Transpiration grösser ausfiele, als dass sie durch die Absorption der Wurzeln gedeckt werden könnte, so würde ja die Pflanze der Gefahr ausgesetzt werden, durch Welken zu Grunde zu gehen; andererseits wäre es aber zweifelsohne der Pflanze schädlich oder geradezu verderblich, wenn das Wurzelsystem eine solche Entwickelung und Structur hätte, dass fortwährend mehr Wasser als was die oberirdischen Theile nöthig haben, aufgenommen werden würde.[1]) Ausserdem wäre es ja eine Materialverschwendung. Schon diese apriorischen Erwägungen lassen uns erwarten, dass ein Wassergehalt des Bodens über einen gewissen Grad hinaus eine Reduction der Ausbildung des Wurzelsystems bewirken soll. Das ist auch sowohl durch's Experiment wie durch Beobachtungen vollauf bestätigt worden. Allerdings behauptet Nobbe (313, pag. 110) gelegentlich seiner Anpreisung der Wasserculturen, dass eine principielle Verschiedenheit zwischen den Wurzelsystemen von Pflanzen, die im festen Boden cultivirt werden, und von Pflanzen aus Wasserculturen nicht existire, und dass sie habituell möglichst nahe übereinstimmen; allein diese Behauptungen sind, um einen sanften Ausdruck zu gebrauchen, allzu euphemistisch.

Detmer (74, pag. 110) hat constatirt, dass die Längsstreckung der Hauptwurzel resp. der Adventivwurzeln erster Ordnung (bei denjenigen Pflanzen, wo solche die Hauptwurzel ersetzen oder bei den Gräsern) in Wasserculturen (Nährlösung) am grössten, demnächst in Sand und am geringsten in Gartenerde ist.

Perseke (332, pag. 4) hebt hervor, dass Wurzeln, welche im Wasser gewachsen, schlanker und dünner sind, dass ihre Zweige regelmässiger angeordnet sind, und dass sie weniger elastisch (weil wasserreicher) und mehr turgescent sind. Ferner werden sie gerade, weil die spärlichen Wurzelhaare nicht durch Ankleben an die Boden-

1) Vgl. J. Vesque, De l'influence de la température du sol sur l'absorption de l'eau par les racines. Ann. sc. nat. série 6, Bot., tom. 6, 1878, pag. 173 ff.

partikeln dem Geotropismus in der Weise entgegenwirken, wie es bei Wurzeln im trockenen Boden der Fall ist.

Mer (278, pag. 696, 698) constatirt ebenfalls, gestützt auf Experimente mit Keimpflanzen, dass die Wurzeln in Wasserculturen länger, dünner und geradläufiger als in Bodenculturen werden; die Nebenwurzeln werden kürzer und von geringerer Anzahl. In sehr nassem Boden wird das ganze Wurzelsystem weiss, weil keine Bodenpartikel den Wurzelhaaren anhaften. Dagegen wird es dunkel in wenig feuchtem Boden. Sämmtliche Versuchsansteller (vgl. besonders Perseke, Detmer, Mer, Schwartz) sind darüber einig, dass bei Cultur im Boden, dessen Wassergehalt das Optimum übersteigt, oder im Wasser, die Wurzelhaarbildung vermindert oder vollständig unterdrückt wird.

Was nun die mechanische Ursache davon betrifft, dass das Wasser, wenn es den Wurzeln in mehr als optimaler Menge geboten wird, eine verminderte Wurzelbildung bewirkt, so hat man ohne Zweifel in erster Linie den verminderten Luftgehalt zu berücksichtigen. Wasser und ein mit Wasser durchtränkter Erdboden, wo also die Zwischenräume zwischen den Partikeln mit Wasser gefüllt sind, bieten selbstverständlich den Wurzeln viel weniger Sauerstoff dar als ein Erdboden, wo zwischen den Bodenpartikeln eine Luftschicht vorhanden ist; und da, wie wir schon (vgl. pag. 119 f.) gesehen haben, der Luftgehalt des Bodens eine so grosse Bedeutung für die Wurzel besitzt, so liegt es in der Natur der Sache, dass die Wurzelbildung in den erstgenannten Medien durch die Luftarmuth in zurückschreitender Richtung direct beeinflusst werden muss (vgl. Wagner, Detmer, Sachs).

Was die mechanische Seite der verminderten Bildung von Nebenwurzeln betrifft, so ist es dabei auch zu berücksichtigen, dass ein Wassergehalt über das Optimum hinaus die Wurzeln erster Ordnung zum Längenwachsthum anlockt, was natürlich die Bildung der Nebenwurzeln beeinträchtigt.

Es steht also fest, dass es in Bezug auf die Einwirkung des Wassers auf ein bestimmtes Wurzelsystem ein Optimum gibt, wo die kräftigste Ausbildung erreicht wird, und dass beim Ueberschreiten dieses Optimums eine Herabsetzung eintritt. — Ist es dann möglich, dies Optimum zu bestimmen?

Ohne Zweifel, allein sicher auch nur für jede Pflanzenart für sich und nur für jede Bodenart besonders.

Es ist ja eine allgemeine und leicht zu machende Erfahrung, dass

verschiedene Pflanzen die verschiedensten Ansprüche an den Feuchtigkeitsgehalt des Bodens stellen, ein Verhalten, das nicht nur in der Beschaffenheit der oberirdischen Theile und in der specifischen Beschaffenheit im Allgemeinen seine Erklärung findet, sondern auch durch die so wechselnde Ausgestaltung und anatomische Structur des Wurzelsystems bedingt wird. Auf den Zusammenhang zwischen der letzteren — welche, als mehr stabil, hierbei die grösste Bedeutung besitzt — und der Bodenfeuchtigkeit komme ich künftighin zurück; was hingegen die erstere betrifft, so kann diese, wie die Erfahrung lehrt und wie schon erwähnt wurde, bei einer bestimmten Art innerhalb sehr weiter Grenzen vom Feuchtigkeitsgehalt des Bodens beeinflusst werden. Es gibt manche Pflanzen — so z. B. Nardus stricta L., Phragmites communis Trin., Festuca rubra L., Agrostis-Arten, Parnassia palustris L., Polygonum Bistorta L., Alchemilla-Arten, Saxifraga-Arten u. a. —, welche im Freien sowohl auf exquisit trockenem, wie auf exquisit feuchtem Boden vorkommen. Bei diesen Pflanzen zeigen sich die Veränderungen in der Form des Wurzelsystemes (die anatomischen Differenzen sind, wie wir im anderen Zusammenhange sehen werden, geradezu auffallend gering) nicht so erheblich, wie man es auf Grund der Experimente und nach den Verhältnissen bei verwandten Arten mit in dieser Hinsicht constant verschiedener Anpassung erwarten würde. Die mehr „amphibischen" Pflanzen haben wohl eine gewisse Plasticität und eine Mittelstellung in ihrer Ausbildung erworben, die es ihnen gestatten, mit relativ geringen Abänderungen unter verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen zu leben. In diesem Zusammenhang wären auch manche an Sandufern vorkommende Gewächse zu erwähnen, welche oft auf einem Boden mit sehr wechselndem Wassergehalt wachsen. Ein Zug im Habitusbild ist indessen constant bei dem Wurzelsysteme einer Pflanze, welche zufällig oder für immer einen nassen Boden ausgesucht hat, und zwar ist dies das Schwinden der Hauptwurzel und deren Ersatz durch Adventivwurzeln. Wir kommen bei der Behandlung der Hydrophyten auf diesen Punkt zurück.

Wie es nicht möglich ist, den optimalen Feuchtigkeitsgehalt des Bodens anders als für jede besondere Pflanzenart festzustellen, ebenso lässt sich eine derartige Bestimmung nur für jede besondere Bodenart ausführen. — Directe Untersuchungen über die Physik der Bodenarten und dazu anschliessende pflanzenphysiologische Versuche haben gezeigt, dass die Kraft, womit das Wasser vom Boden festgehalten wird, und folglich der Theil der ganzen im Boden enthaltenen

Wassermenge, welcher einem Wurzelsysteme zu Gute kommen kann, bei den verschiedenen Bodenarten überaus verschieden ist. So fängt eine bestimmte Pflanze an zu welken, wenn der Boden 1,5 % (reiner grobkörniger Sand), 8 % (Lehm), 12,3 % (humoser Boden), 47 % (Torfboden) (379, pag. 239; 483, pag. 46) Wasser enthält, welche Zahlen also den für die Pflanze minimalen Wassergehalt dieser Bodenarten bezeichnen, und in bestimmter Relation zu diesen Zahlen stehen natürlich diejenigen, welche den optimalen Wassergehalt angeben. — Andererseits hat aber die verschiedene wasserhaltende Kraft der Bodenarten offenbar eine Bedeutung in gerade entgegengesetzter Richtung. Je zäher eine Bodenart das Wasser festhält, um so gleichmässiger muss die Feuchtigkeit sein, und je leichter sie das Wasser abgibt, um so leichter trocknet sie bei gleicher Wasserzufuhr aus, vorausgesetzt, dass nicht ein andersartiger Untergrund eine Aenderung bedingt.

Diese Verhältnisse, wie auch der verschiedene Luftgehalt, dürfte wohl, mechanisch gesehen, verursachen, dass, wie Warming hervorhebt (481, pag. 234), die Pflanzen der Lehmuferformation schwache, seicht gehende Wurzeln besitzen, während die Wurzeln der an Sandufern vorkommenden Pflanzen sehr tiefgehend sind.

Auch in anderen Fällen können offenbar verschiedene Eigenschaften einer bestimmten Bodenart in derselben Richtung wirken; was die gewöhnliche Gartenerde betrifft, die ja ein Gemisch von Humusstoffen mit Sand und Lehm ist, so sind es sowohl ein gewisses Quantum satis der wasserhaltenden Kraft, als auch ein geeigneter Nährstoffgehalt, Luftgehalt und eine passende physikalische Beschaffenheit, welche Eigenschaften alle zusammen diese Bodenart dazu befähigen, die Entwickelung der Pflanzen in der bekannten Weise zu begünstigen, die Wachsthumsenergie des Wurzelsystems zu erhöhen und das Längenwachsthum der einzelnen Wurzel in Bildung von Nebenwurzeln umzusetzen. (Vgl. 74, 278.)

Wir haben jetzt das Verhalten des Wurzelsystemes bei einem optimalen oder noch höheren Wassergehalt des Bodens ins Auge gefasst; allein wie reagirt das Wurzelsystem, wenn der Wassergehalt unter das Optimum herabsinkt? Versuche hierüber sind angestellt worden u. A. von Gain (127), welcher die verschiedenen Formen, die ein Wurzelsystem in einem Boden mit ziemlich normalem Wassergehalt (12—16 Gewichtsprocent) und in exquisit trockenem Boden (3—6 %) annehmen kann, beschrieben hat. Er hat bei seinen Versuchen constatirt (pag. 113 ff.), dass von einem gewissen Zeitpunkt

nach dem Beginn der Vegetation bis zu deren Ende das Wurzelsystem im Verhältniss zum oberirdischen System mehr entwickelt in trockenem als in feuchtem Boden ist. [Hingegen tritt nach dem Blühen im ersteren Falle eine starke Schwächung des Wurzelsystemes und eine Verkürzung der Wachsthumsperiode ein, was die Vitalität der Pflanze schnell hemmt, während in feuchterem Boden das Wurzelsystem das Wasser ausnutzt und seine Wachsthumsperiode verlängert (pag. 75, 83, 211 ff.).]

Aus seinen Tabellen zieht der Verf. (pag. 121) folgende Schlussfolgerung: Der Wassergehalt des Bodens begünstigt im Allgemeinen die Entwickelung der Pflanze und zwar sowohl bezüglich des oberirdischen wie des unterirdischen Systemes, allein da dies in viel höherem Grade vom ersteren als vom letzteren gilt, so folgt hieraus, dass das Wurzelsystem im Verhältniss zum oberirdischen Systeme mehr entwickelt in trockenem als in dem etwas feuchteren Boden wird. — Ferner constatirt er (pag. 142, 193), dass im trockenen Boden die Hauptwurzel in der Regel wohl ausgebildet ist und bisweilen tief in die Erde hineindringt, bevor sie sich verzweigt, während im feuchteren Boden eine stärkere Verzweigung und ausgiebigere Bildung von Nebenwurzeln eintritt, so dass die Hauptwurzel unter Umständen unmerklich wird (z. B. Polygonum Fagopyrum L., Raphanus sativus L.).

Es zeigt sich also, dass, wenn wir als Ausgangspunkt einen etwas unter dem Optimum gelegenen Wassergehalt wählen, ein Wurzelsystem beim nochmaligen erheblicheren Sinken des Wassergehaltes bestimmte Formveränderungen erleidet, die denjenigen, welche bei einer Steigerung des Wassergehaltes bis zum Optimum eintreten, gerade entgegengesetzt sind. Das ist ja auch, was man erwarten konnte. Aber es zeigt sich auch, dass wenn der Wassergehalt erheblich über das Optimum hinaus gesteigert wird, die dabei eintretenden Formveränderungen [1]) eines Wurzelsystemes mit denjenigen, welche die Wurzeln im dürren Boden zeigen, gewissermaassen analog sind, wenn wir nämlich die verminderte Bildung von Nebenwurzeln berücksichtigen und von dem Schwinden der Hauptwurzel im ersteren Falle und dem viel tieferen Abwärtsgehen auch der Adventivwurzeln der Letzteren absehen.

---

1) Die anatomischen Veränderungen sind dagegen natürlich ganz anderer Natur als diejenigen, welche bei Wurzeln aus einem Boden mit ungenügender Wasserzufuhr auftreten.

Diese Analogie ist wiederum eines der vielen Beispiele davon, dass verschiedene Ursachen theilweise gleiche Resultate hervorrufen können.

Dass das Tiefgehen des Wurzelsystemes grosse Bedeutung für einen Xerophyten besitzt, versteht sich leicht, wenn man bedenkt, dass die unteren Bodenschichten immer mehr Feuchtigkeit als die oberen enthalten. Die Fähigkeit des Wurzelsystemes, tief in den Boden hineinzudringen, entscheidet auch z. Th. über die Fähigkeit einer Pflanze, Trockenheit zu vertragen. Ein diesbezügliches Beispiel erwähnt Déhérain (73), welcher berichtet, dass im Frühling 1893 während einer anhaltenden Trockenperiode Lolium perenne L. an derselben Stelle vertrocknete, wo der „blé" (der Verf. gibt nicht an, was für eine Getreideart er meint) vegetirte. Bei der Untersuchung der resp. Wurzelsysteme stellte es sich heraus, dass sämmtliche Lolium-wurzeln „s'épanouissent en une grosse touffe" in den oberflächlich gelegenen Bodenschichten, und nur wenige Zweige bis an 0,75 m Tiefe hineindrangen, während sich die „blé"-Wurzeln bis zu 2 m, wo noch genügende Feuchtigkeit vorhanden war, hineinbohrten (pag. 272).

Noch eine andere Sache verdient in diesem Zusammenhange der Erwähnung, und zwar die Analogie in Bezug auf die Einwirkungen auf die Formbildung eines Wurzelsystemes, welche zwischen Mangel an Nährstoffen im Boden und Wassermangel vorhanden ist (vgl. oben). Diese beiden in solcher Weise zusammenwirkenden Factoren rufen die für die Sandpflanzen charakteristische Wurzelform hervor. Ein näheres Eingehen auf diese Frage dürfte am besten geschehen bei der Behandlung der in der Natur existirenden Wurzelformen, zu welcher wir nun übergehen. Der Uebersichtlichkeit wegen gebe ich zuerst ein etwas anders als die darauffolgende zusammenhängende Darstellung geordnetes Schema der unterschiedenen Typen.

III. Schematische Uebersicht der im Folgenden aufgestellten und beschriebenen Wurzeltypen.

1. Hauptwurzelformen.

Der Ruderattypus: Wurzelsystem hauptsächlich in den oberen Erdschichten ausgebreitet; Wurzelstamm sich in ein stark entwickeltes Saugwurzelsystem auflösend. pag. 132.

Reducirte Formen:

Typus der annuellen Halbschmarotzer: Wurzelstamm und Saugwurzeln stark reducirt. pag. 137.

Typus der annuellen Waldpflanzen: Wurzelstamm und Saugwurzeln mehr weniger reducirt. Bildung von Adventivwurzeln nicht selten. pag. 137.

Uebergänge zu hydrophilen Typen: Hauptwurzelsystem reducirt; Adventivwurzelbildung. pag. 160 ff.

Der Centraltypus: Wurzelsystem tiefer dringend; Wurzelstamm sich länger erhaltend; seine gröberen Aeste nicht vollkommen in Saugwurzeln aufgelöst: Mittelform zwischen dem Ruderat- und dem Pfahlwurzeltypus. pag. 133.

Der Pfahlwurzeltypus: Wurzelsystem tiefgehend; Wurzelstamm nicht in Saugwurzeln aufgelöst. pag. 167.

a) bei den Annuellen: Wurzel holzig; Saugwurzelbildung in Vergleich mit dem Ruderattypus vermindert. pag. 168.

b) bei den Biennen: Wurzel holzig oder mehr weniger fleischig. pag. 169.

c) bei den Perennen: Wurzel holzig oder fleischig. pag. 172.

2. Adventivwurzelformen.

A. Mesophile-xerophile Typen.

Der adventive Mull-Saugwurzeltypus: Wurzelstämme sich in zahlreiche Saugwurzeln auflösend. pag. 134.

Der adventive Hauptwurzeltypus: Wurzelstämme gegen die Spitze schmäler werdend, sich in die scharf abgesetzten Saugwurzeln nicht auflösend. pag. 180.

Der Datiscatypus: Gewissermaassen Zwischenform zwischen den genannten Typen. pag. 136.

Saugwurzeltypen: Wurzeln mehr weniger fein, nicht tiefgehend, gewöhnlich ohne Bedeutung als Speicherorgane:

Der Paristypus: Wurzeln kurz, fast ohne Nebenwurzeln. pag. 139.

Der Zwiebelwurzeltypus: Wurzeln fast ohne Nebenwurzeln; Wurzelhaarbildung unterdrückt. Bei stärkeren, tiefergehenden Wurzeln Uebergänge zum Haftwurzeltypus. pag. 145.

Der adventive Saugwurzeltypus der Xerophyten: Nebenwurzeln zahlreich, sehr fein, stark verästelt. pag. 156.

Intermediäre Typen:

Typus der Wiesengräser: Nebenwurzelbildung reichlich, wenngleich schwächer als beim vorhergehenden Typus; morphologische und anatomische Intermediärstellung zwischen Hydrophilie und Xerophilie. pag. 157.

Der allgemeine Adventivwurzeltypus der Mesophyten: Nebenwurzeln mehr weniger reichlich verästelt. pag. 158.

Der gleichförmig nebenwurzelbildende Typus mit einfachen Nebenwurzeln: pag. 159.

Haftwurzeltypen: Wurzeln mehr weniger grob und tiefgehend, in der Regel als Speicherorgane functionirend:

Der Ophrydeentypus: Wurzeln spärlich, ohne Nebenwurzeln; Wurzelhaarbildung reducirt; Endodermis dünnwandig; Gefässbildung schwach. pag. 143.

Der Epipactistypus: Wurzeln zahlreicher und länger, in der Regel ohne Nebenwurzeln; Wurzelhaare vorhanden; Endodermis dickwandig; Gefässbildung stärker. pag. 144.

Der Podophyllumtypus: Nebenwurzeln spärlich. pag. 141.

Der Asparagustypus: Nebenwurzeln spärlich—zahlreich; Wurzeln zuweilen angeschwollen. pag. 149.

Der Helleborustypus: Nebenwurzeln nicht allzu spärlich, stark, oft verzweigt. pag. 151.

Der Silphiumtypus: Nebenwurzeln gewöhnlich verzweigt, nicht sehr fein, im Gegensatz zu den vorhergehenden Typen hauptsächlich an den unteren Theilen der Wurzeln ausgebildet. pag. 153.

Die Haftwurzeln gewisser dimorphen Wurzelsysteme: Nebenwurzeln verzweigt, sehr fein. pag. 155.

B. Hydrophile Typen.

Uebergangsformen bei Annuellen, s. oben.

Hydrophytwurzeln mit reichlicherer Nebenwurzelbildung: Nebenwurzeln verzweigt. pag. 163.

Der Nymphaeatypus: Nebenwurzeln einfach. pag. 164.

Der Lobeliatypus: Nebenwurzeln werden nicht gebildet. pag. 165.

IV. Die Wurzelformen vom biologischen Gesichtspunkte.

Mesophytenwurzeln im Allgemeinen.

Die einfachste Ausbildung des Wurzelsystemes begegnet uns in dem Falle, wo die Keimwurzel persistirt und einsam, ohne Beihilfe von Adventivwurzeln[1]) zum ganzen Wurzelsystem der Pflanze heranwächst.

1) Mit dem Namen Adventivwurzel oder Wurzel erster Ordnung bezeichne ich im Folgenden jede von einer Stammpartie ausgehende Wurzel, welche nicht die bei der Keimung des Samens gebildete Hauptwurzel ist; die Bezeichnung Nebenwurzel wird ausschliesslich für Wurzeln zweiter und höherer Ordnung benutzt, es sei nun dass sie von der Hauptwurzel oder den Adventivwurzeln ausgehen.

Dies ist bekanntlich besonders bei den Bäumen und den annuellen und biennen Kräutern der Fall.

Die Anforderungen, welche an einem solchen Wurzelsysteme bei einem Baume gestellt werden, sind offenbar sehr gross. Der Baum muss nicht nur den Stürmen, denen er doch einen sehr grossen Windfang bietet, Widerstand leisten, von seiner grossen Blattfläche verdunsten fortwährend grosse Wassermengen, welche das Wurzelsystem dem Boden entziehen muss. Ein Baum braucht also ein sowohl als Befestigungs- wie als Saugorgan sehr entwickeltes Wurzelsystem.

Die Richtigkeit der oben gemachten Erwägung bezüglich der Befestigungswurzel, dass dieselbe nämlich möglichst tiefgehend und spät verzweigt sein muss, um möglichst kräftig zu sein, zeigt sich deutlich hinsichtlich der Bäume. Es hat sich herausgestellt, dass diejenigen Bäume, welche mit einer tiefgehenden Hauptwurzel, die sich erst weit unten in Zweige auflöst, ausgerüstet sind, mit viel grösserer Schwierigkeit vom Sturme umgestürzt werden als solche Bäume, deren Hauptwurzel sich dicht unter der Erdoberfläche in Zweige auflöst.

Das Gebiet, welches vom Wurzelsystem eines hohen Baumes durchsponnen wird, schätzt Sachs (379, pag. 18) wahrscheinlich ohne Uebertreibung auf Hunderte von Kubikmetern. — Als Speicherorgan braucht aber das Wurzelsystem eines Baumes offenbar nicht oder doch nur in höchst untergeordnetem Grade zu functioniren. Auch von den immergrünen abgesehen, haben ja alle Bäume in ihren Stämmen und Zweigen so mächtige Speichergewebe, dass das Wurzelsystem keine auf Speicherfunction abzielende Veränderungen zu erleiden braucht.

Noch weniger von Nöthen ist eine solche Umwandlung bei den annuellen Pflanzen, bei denen die Inanspruchnahme des Wurzelsystemes für Speicherzwecke natürlich vollständig wegfällt. Das Wurzelsystem der annuellen Pflanzen ist demgemäss ausschliesslich Befestigungs- und Saugorgan.

Die bei der Keimung einer annuellen dikotylen Pflanze gebildete Hauptwurzel persistirt in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle und bildet zusammen mit ihren Zweigen das ganze Wurzelsystem der Pflanze. Bei den monokotylen Annuellen stellt sie bald ihr Wachsthum ein und wird von Adventivwurzeln ersetzt, und dasselbe ist auch bei manchen dikotylen Annuellen der Fall. Diese beiden Kategorien werden wir vorläufig ausserhalb der Rechnung lassen, und wir betrachten in erster Linie nur den ersten Fall.

Die Wurzelsysteme dieser Annuellen sind keineswegs gleichförmig; bei näherer Umschau kann man unter ihnen mehrere Typen unter-

scheiden, welche selbstverständlich durch zahllose Uebergänge ohne Grenze in einander übergehen.

Der Ruderattypus. Wenn wir das Wurzelsystem einer unserer auf cultivirtem Boden gemeinsten dikotylen Annuellen untersuchen, z. B. eine Galeopsis- oder Lamium-Art, so finden wir, dass es folgendermaassen aussieht: Die Hauptwurzel ist an der Basis ziemlich kräftig und dringt senkrecht in den Boden hinein, allein dicht unterhalb der Erdoberfläche fangen Zweige an sich zu entwickeln und bald löst sich die Hauptwurzel vollkommen in Zweige auf. Diese verhalten sich ihrerseits auf die gleiche Weise: das Wurzelsystem breitet sich hauptsächlich in den oberflächlich gelegenen Bodenschichten aus und dringt nicht besonders tief hinab, ist dagegen sehr dicht und reich an feinen, im Wachsthum begriffenen, mit dichten Wurzelhaaren bekleideten Zweigen. Der Uebergang von den feineren zu den gröbsten Zweigen ist vollkommen continuirlich. Uebrigens finden sich natürlich, je nach der Bodenqualität, Grösse der Pflanze überhaupt, oder der speciellen Organisation, alle Uebergänge von einer dünnen Hauptwurzel mit haarfeinen Zweigen zu einer Hauptwurzel von beträchtlicher Dicke und mit stärkeren Zweigen, wie auch von den dichtesten Wurzelsystemen, welche eine verfilzte Masse bilden, zu lockeren u. s. w. Selbstverständlich finden sich bei diesen wie bei allen Typen grosse individuelle Variationen. Dieser Typus findet sich in mehr weniger reiner Form bei einer grossen Menge Annuellen, z. B. Galeopsis Ladanum L., G. Tetrahit L., G. versicolor Cent., Lamium purpureum L., L. intermedium Fr., L. amplexicaule L., Stachys arvensis L., Veronica arvensis L., V. verna L., V. agrestis L. und andere Veronica-Arten, Viola tricolor L., Myosotis stricta Link, M. versicolor (Pers.) J. E. Sm., M. collina Hoffm., auf cultivirtem Boden wachsende Chenopodium- und Atriplex-Arten, Centaurea Cyanus L., Agrostemma Githago L., oft bei Polygonum Lapathifolium Ait. (Fig. 3 Taf. XVI) und bei anderen Polygonum-Arten u. s. w.

Welchen äusseren Bedingungen entspricht dieser Wurzeltypus?

Es ist auffallend, dass sämmtliche oben angeführte Beispiele Pflanzen darstellen, welche auf cultivirtem Boden vorkommen, und zwar entweder als Unkraut auf Aeckern und in Gärten oder als Ruderatpflanzen auf entsprechendem Boden. Durch die Beschaffenheit der Standorte sind diese Pflanzen keinen allzu heftigen Bewegungen der Atmosphäre ausgesetzt, d. h. das Bedürfniss einer **Verankerung**

macht sich nicht so stark geltend. — Insbesondere gilt dies von den Ackerunkräutern, welche ja durch das umgebende Getreide sehr gut gegen den Wind geschützt sind; es ist auch erstaunend, wie wenig tiefgehend, wie schwach als Befestigungsorgan ein solches Wurzelsystem ist. Ein grosswüchsiges Exemplar von Centaurea Cyanus, das mehr wie 1 m hoch und reich verzweigt war und dabei ca. 10 Blüthenkörbe trug, hatte z. B. ein Wurzelsystem, das nur 1 dm in den Boden hineindrang, und wo die durchaus grösste Menge der Wurzeln sich oberhalb einer Tiefe von 0,5 dm befand (vgl. Fig. 4 Taf. XVI). — An die absorbirende Function werden dagegen grosse Ansprüche gestellt, da die Entwickelung sehr rasch ist — die betreffenden Pflanzen müssen ja in kurzer Zeit ihre ganze vegetative Entwickelung durchlaufen und ihre Samen zur Reife bringen — und die Blattfläche oft erheblich. Es kann demnach kein Wunder nehmen, dass ihr Wurzelsystem zunächst für die Absorption organisirt ist. Dies aus teleologischem Gesichtspunkte.

Andererseits ist ein solcher Erdboden, wo diese Pflanzen wachsen, d. h. ein lockerer, lufthaltiger, mittelfeuchter, genügend nährstoffreicher Boden, im Allgemeinen der für die Entwickelung des Wurzelsystems normale und ideale und bewirkt, falls, wie es hier der Fall ist, das oberirdische System genügend Licht und Luft zur Verfügung hat, eben die Bildung von Wurzelsystemen, wie sie bei diesen Pflanzen vorkommen (vgl. pag. 122). Der jetzt geschilderte Wurzeltypus, den man auf Grund seines Vorkommens und seiner Anpassung als den Wurzeltypus der annuellen dikotylen Unkräuter oder den Ruderattypus bezeichnen könnte, wäre deshalb in doppelter Beziehung als der Normaltypus der monaxilen Wurzelsysteme zu betrachten. Doch möchte ich sofort hierzu einen Zusatz hinfügen.

Der Centraltypus. Ich denke nämlich hierbei eigentlich an eine bestimmte Form des Ruderattypus, die bei kräftigeren Formen auftritt, und zwar bei solchen, wo das Bedürfniss einer Verankerung sich etwas stärker geltend macht oder die auf trockenerem und nährstoffärmerem Boden wachsen. Hier dringt die Hauptwurzel ein Stück in die Erde hinab, bevor sie sich verzweigt, und zeigt eine mehr weniger ausgeprägte Tendenz, sich während der sonst reichlichen Zweigbildung als Hauptwurzel zu erhalten. — Das Wurzelsystem bei u. a. Solanum nigrum L., Lampsana communis L., Matricaria inodora L., Draba-Arten, Atriplex-Arten (Fig. 1) zeigt oft eben diese Form.

Diesen Wurzeltypus, welcher einen Uebergang zu einem anderen Typus bildet, mit dem wir im Folgenden nähere Bekanntschaft machen werden, und bei dem der Stamm der Hauptwurzel eine innerhalb des Wurzelsystemes dominirende Rolle spielt, möchte ich als den eigentlichen Idealtypus der monaxilen Wurzelsysteme betrachten, und, denselben in's Centrum stellend, von ihm bei der Betrachtung der verschiedenen Formen der Wurzelbildung ausgehen.[1] Ich möchte diesen Typus als den Centraltypus bezeichnen.

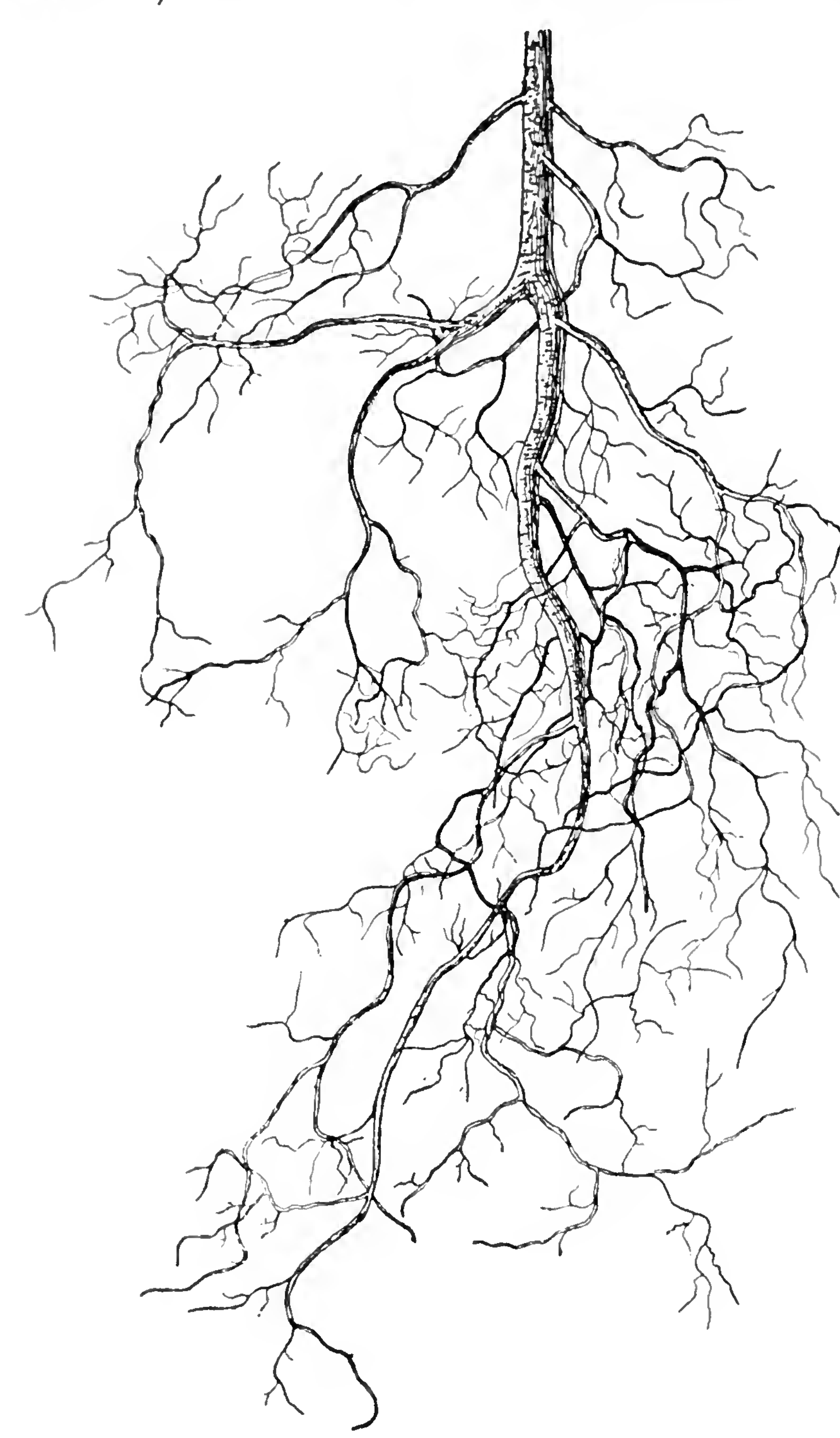


Fig. 1. Wurzelsystem von Atriplex spec. auf Sandboden. $^3/_4$ nat. Gr.[2])

Der adventive Mull-Saugwurzeltypus. Bis jetzt wurde der Ruderattypus nur für die Annuellen und für das System der Hauptwurzel beschrieben. Er ist aber nicht vollständig auf diese Fälle beschränkt. In etwas veränderter Form tritt er auch bei einigen adventiven Wurzelsystemen auf und zwar in Fällen, wo die äusseren Bedingungen seine Entstehung begünstigen. Hinsichtlich der Adventivwurzeln macht sich hierbei auch ein anderer Factor geltend, nämlich die Menge der Wurzeln, die in unmittelbarer Nähe von einander ausgehen. Es ist einleuchtend, dass wenn zahlreiche Wurzeln dicht bei einander

1) Es mag hervorgehoben werden, dass dieser Wurzeltypus grosse Aehnlichkeit mit dem oberirdischen System mancher Laubhölzer, wie Ulme, Esche u. a., besitzt.

2) Fig. 1 ist vom Verf., Figg. 2, 4, 5, 12, 13 und 19 sind vom Herrn G. Ågren gezeichnet, die übrigen Textfiguren sind von Fräulein L. Bergklint unter der Leitung des Verf. photographirt.

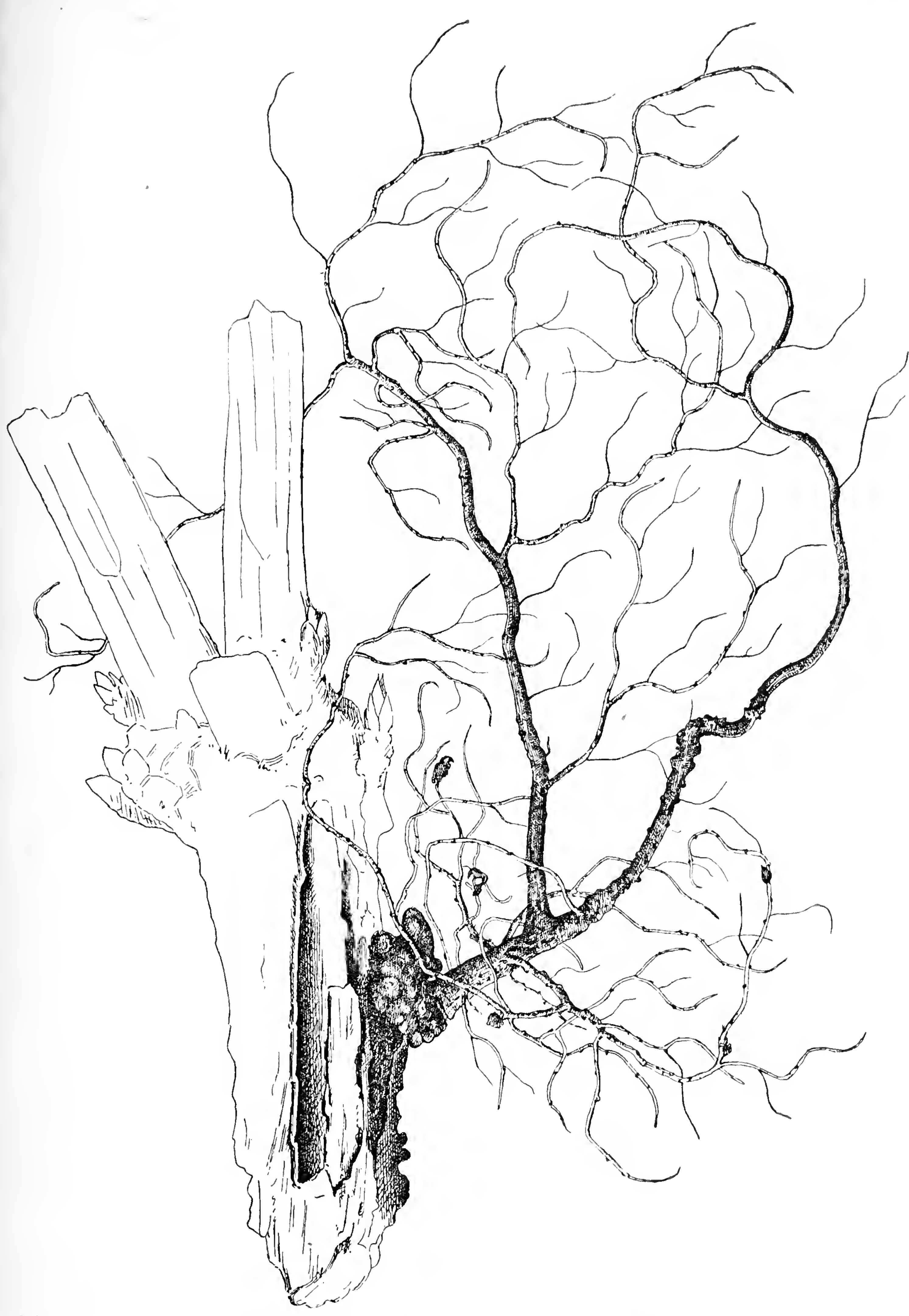


Fig. 2. Theil des Erdstammes von Datisca cannabina L. [aus H. B. L.[1])], mit einer aufwärts wachsenden groben Wurzel. $^{3}/_{5}$ nat. Gr.

1) H. B. L. bedeutet überall Hortus Botanicus Lundensis.

inserirt sind, so würde eine Ausbildung des Ruderattypus bei jeder einzelnen Wurzel eine Anhäufung der absorbirenden Wurzelzweige auf ein enges, wenig tiefes Gebiet herbeiführen, und dies wäre für die Ausbildung und Function der Wurzel sehr nachtheilig. Wenn viele Wurzeln dicht bei einander ausgehen, werden auch in der Regel andere Typen ausgebildet, wovon Näheres im Folgenden (pag. 145, 156 ff.). Doch finden sich, wie gesagt, einige Wurzelsysteme, wo sich die adventiven Wurzeln erster Ordnung in Zweige auflösen und die also dem Ruderattypus angehören. Es verdient indessen hervorgehoben zu werden, dass die adventiven Wurzeln des Ruderattypus insofern eine von der Hauptwurzel der annuellen abweichende Form zeigen, als der Wurzelstamm (der Stiel so zu sagen) bei ersteren im Allgemeinen nicht oder nur unbedeutend stärker ist als die ersten Zweige. Dieser Unterschied, so unbedeutend er auch erscheinen mag, ist keineswegs unwichtig, da er deutlich zu erkennen gibt, dass dieser adventive Ruderattypus einen Saugwurzeltypus κατ' ἐξοχήν darstellt — wir könnten ihn mit dem Namen den adventiven Mullsaugwurzeltypus belegen. Bis jetzt habe ich diesen Typus nur in einigen vereinzelten Fällen angetroffen und zwar bei der stammknollenbildenden Begonia Rex Putz. und einigen ebenfalls stammknollenbildenden Gloxinia-Arten. Doch dürfte er zweifelsohne auch bei anderen Pflanzen anzutreffen sein. Bei zahlreichen Wurzelsystemen von dem gleichförmig nebenwurzelbildenden Typus mit verzweigten Nebenwurzeln (s. unten pag. 158) findet man Uebergänge zu diesem.

Der Datiscatypus. Bei der Behandlung des adventiven Mullsaugwurzeltypus verdient eine eigenthümliche Wurzelform, die ich in genetischen Zusammenhang mit dem Pfahlwurzeltypus (s. unten pag. 167 ff.) bringen möchte, der Erwähnung. Ich denke hierbei an gewisse Fälle, wo entweder von einer Pfahlwurzel oder von einer Stammpartie kurze, kräftige, dicke Wurzeln, welche rasch schmäler werden und sich in feine Zweige auflösen, ausgebildet werden. Solche Wurzeln besitzen z. B. Datisca cannabina L. (Fig. 2) und Heracleum Wilhelmsii Fisch. et Mey. (von der Pfahlwurzel). Sie erinnern lebhaft an die Form der Pfahlwurzel bei z. B. Rheum officinale Baill. Man könnte diese eigenthümliche Wurzelform als den Datiscatypus bezeichnen.

Auch Wurzeln, welche an der Basis zu Speicherorganen angeschwollen sind, können sich gegen die Spitze zu als Saugwurzeln verhalten, d. h. sie werden in Zweige aufgelöst, so z. B. bei Spiraea Filipendula L. Die Ausbildung eines Speicherorgans bewirkt hier

wie immer eine schwächere Ausbildung des Wurzelsystemes im Vergleich mit dem, was bei verwandten Typen ohne Speicherorgane der Fall ist.

Der Wurzeltypus der annuellen Halbschmarotzer. Eine ganz besondere Form zeigt das Wurzelsystem der grünen Halbschmarotzer, die in unserer Flora von den Gattungen Euphrasia, Rhinanthus, Melampyrum, Odontites und Thesium repräsentirt werden. Diese Pflanzen kommen theils an gegen die Winde relativ geschützten Standorten vor, theils sind sie ziemlich klein, und, was von der grössten Bedeutung ist, sie haben auf Grund ihrer Haustorien kein besonders stark entwickeltes Saugwurzelsystem nöthig. Ihr Wurzelsystem ist demgemäss ausserordentlich reducirt und besteht aus einer schwachen Hauptwurzel, die sich bald in wenige Zweige auflöst, und woselbst nur eine geringe Anzahl feinerer Saugwurzeln ausgebildet werden. Diese Wurzelform kann als der Wurzeltypus der annuellen Halbschmarotzer bezeichnet werden.

Diejenigen Gewächse, welche anderen Pflanzen die von diesen aus dem Boden aufgesaugten Säfte entnehmen, brauchen offenbar nicht selbst eine grössere, den Boden ausnutzende Wurzelfläche herzustellen; aber auch diejenigen, bei welchen die Transpiration der oberirdischen Theile wesentlich herabgesetzt ist, haben offenbar keine ausgiebigere Wasserabsorption nöthig. Dies gilt nicht nur von den Hydrophyten, sondern auch von den Waldpflanzen, die in einer ziemlich feuchten Atmosphäre leben und keinem intensiven Sonnenlicht ausgesetzt sind. Wir finden auch, dass das Wurzelsystem solcher Pflanzen im Vergleich mit entsprechenden Arten auf offenem Felde mehr weniger reducirt ist. Hierbei kommt ausser der Beschränkung der Transpiration noch ein anderes causales Moment in Betracht, nämlich der Schatten, worin sie wachsen und welcher bewirkt, dass ihre Assimilation schwächer wird. Die Zuckerzufuhr zu den Wurzeln ist also vermindert (vgl. oben pag. 122). Ferner sind die Waldpflanzen infolge ihrer Standorte gegen heftige Winde geschützt; sie brauchen also kein besonders kräftiges Verankerungsorgan. Es sind eben diese Lebensverhältnisse der oberirdischen Organe, welche die im Vergleich zu den Ruderatpflanzen schwächere Ausbildung des Wurzelsystemes bedingen. Die Wurzelform dieser Pflanzen können wir deshalb als den **Wurzeltypus der Waldpflanzen** oder der **Mullheliophoben** bezeichnen.

Wurzeltypus der annuellen Waldpflanzen. Als allgemeiner Charakter dieses Typus kann die geringe Entwickelung her-

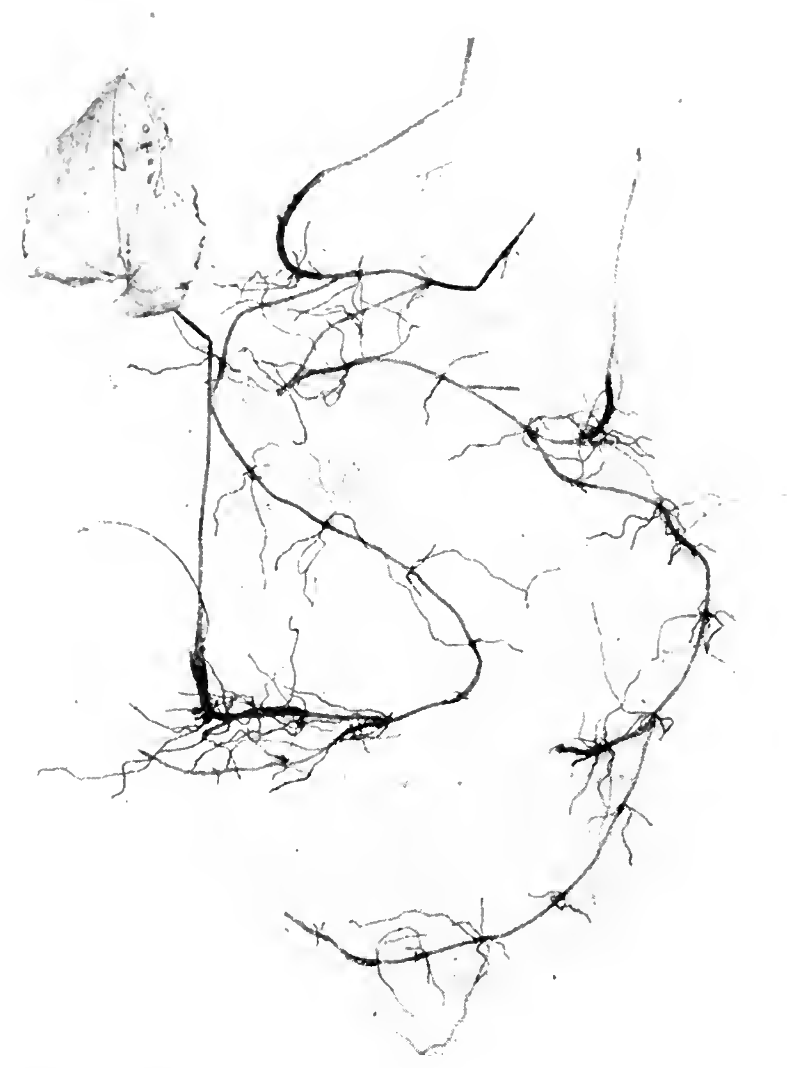


Fig. 3. Majanthemum bifolium Schmidt. ca. $^{3}/_{10}$ nat. Gr.[1])

vorgehoben werden; die Hauptwurzel ist schwach, geht nicht tief und löst sich in eine relativ spärliche Anzahl zarter, aber nicht sehr feiner Zweige auf, welche hinsichtlich der Dicke allmählich in die Hauptwurzel übergehen. Unter Annuellen, welche diesen Typus aufweisen, können erwähnt werden Impatiens noli tangere L. (hier entstehen Adventivwurzeln, welche unter Umständen die schwindende Hauptwurzel völlig ersetzen), Cardamine hirsuta L. (das Wurzelsystem zeigt hier eine sehr wechselnde Mächtigkeit), C. impatiens L., C. silvatica Link (Adventivwurzelbildung wie bei Impatiens) u. a.



Fig. 4. Anemone nemorosa L. Theil des Rhizoms mit Wurzeln. $^{3}/_{4}$ nat. Gr.

1) Wo bei einer Text- oder Tafelfigur keine Angabe von den Standortsverhältnissen der abgebildeten Pflanze sich findet, stammt sie stets von einem der betreffenden Art typischen Local.

In einer noch extremeren Form gelangen die Mullheliophobtypen zur Ausbildung bei den adventiven Wurzelsystemen gewisser perennen Pflanzen, welche unter denselben Verhältnissen wie die jetzt erwähnten Annuellen leben, bei denen aber die Anforderung an die Haftfunction der Wurzeln infolge des Vorhandenseins eines unterirdischen Stammes noch mehr herabgesetzt ist und die Function als Speicherorgan auch in den Hintergrund tritt.

Der Paristypus. Paris quadrifolia L. (vgl. 480, Fig. 19 pag. 78), Majanthemum bifolium Schmidt (Fig. 3), Chrysosplenium alternifolium L., Anemone nemorosa L. (Fig. 4), A. ranunculoides L., A. apennina L., A. coerulescens Lge. (letztere Art, welche ein grobes Rhizom hat, besitzt feinere Wurzeln als die beiden erstgenannten, deren Rhizom schlanker gebaut ist; über die Wurzelbildung bei A. Hepatica L. vgl. unten pag. 159) — haben alle mehr weniger spärliche, sehr zarte, ziemlich kurze Wurzeln, bei denen Nebenwurzeln entweder ganz fehlen oder nur in geringer Anzahl und nur unerheblich feiner als die Mutterwurzeln vorhanden sind. Eine ähnliche Wurzelbildung zeigen auch die mit Stammknollen versehenen Corydalis-Arten. Diese Wurzelform könnte man mit dem Namen Paristypus belegen.

Dentaria bulbifera L., Epimedium alpinum L. (mit gröberen Wurzeln erster Ordnung), Circaea intermedia Ehrh. die krautartigen Pyrola-Arten, Trientalis europaea L., Vicia, sepium L. haben ähnliche Wurzelbildung, wenn auch die Nebenwurzeln zahlreicher und relativ dünner sind.

Die Gattung Viola besitzt ja nicht wenige Arten, welche der Waldflora angehören. Die Wurzelbildung bei der Gattung Viola zeigt Uebergänge zwischen mehreren Typen. Ich habe nicht genügendes Material gehabt, um die verschiedenen Formen, welche das Wurzelsystem hier aufweist, eingehender behandeln zu können; im Allgemeinen waltet hier eine ziemlich grosse Tendenz zur Bildung von Nebenwurzeln. Zum Paristypus kann man das Wurzelsystem von Viola epipsila Led. × palustris L. rechnen, obwohl sogar bei dieser Pflanze die Nebenwurzeln einige Zweige bilden. Viola silvatica Lam. hat wiederum immer starke verzweigte Nebenwurzeln und bisweilen werden die Wurzeln in Nebenwurzeln aufgelöst (also der adventive Mull-Saugwurzeltypus).

Convallaria multiflora L. und Polygonatum latifolium Desf. kommen dem Paristypus am nächsten, obwohl die Wurzeln nicht besonders dünn sind und nicht wenige Nebenwurzeln besitzen.

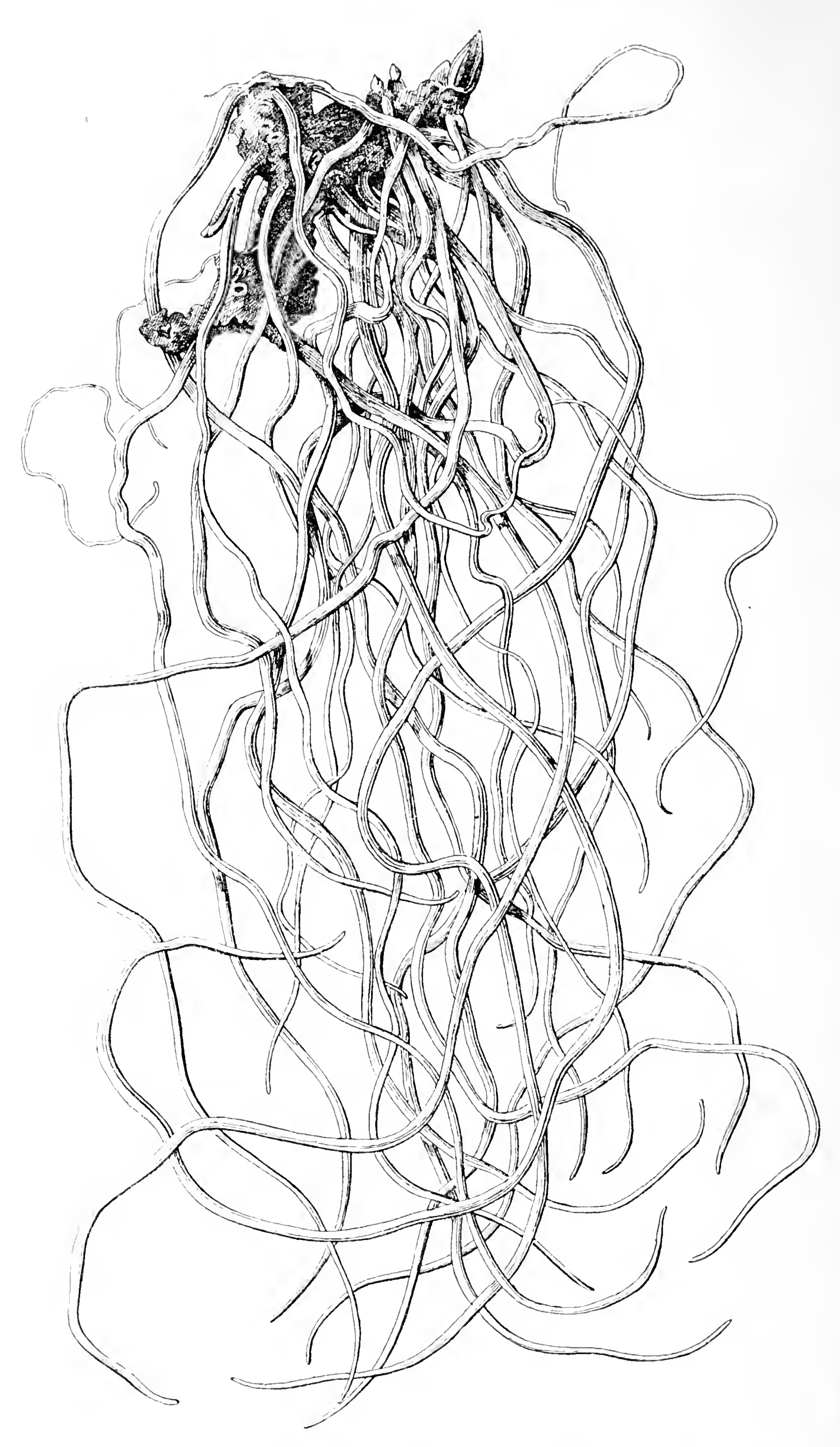


Fig. 5. Podophyllum Emodi Wall. (aus H. B. L.). $^{3}/_{4}$ nat. Gr.

Convallaria majalis L., welche ein weit schmächtigeres Rhizom als die im Vorigen erwähnten Arten hat, besitzt grobe Wurzeln, welche eine noch grössere Anzahl Zweige führen. Durch die relative Dicke der letzteren, sowie durch ihre im Vergleich mit den Verhältnissen bei der adventiven Mullsaugwurzel geringe Anzahl verrathet sich doch die biologische Verwandtschaft.

Der Podophyllumtypus. Noch dickere Wurzeln, welche starke, ziemlich wenige Zweige tragen, besitzen die ebenfalls der Waldvegetation angehörigen (vgl. 174) Podophyllum Emodi Wall. (Fig. 5) und P. peltatum L. Ihre Wurzelform — um deren Abweichung von dem im Vorhergehenden beschriebenen Paristypus [Epimedium — Convallaria multiflora — C. majalis bilden eine Brücke zwischen beiden [1])] hervorzuheben, bezeichnen wir dieselbe als den Podophyllumtypus — bildet einen natürlichen Uebergang zu dem Typus, der alsbald unter dem Namen Haftwurzeltypus beschrieben werden soll (s. unten pag. 148 ff.).

Die Neigung, grobe Wurzeln zu bilden, ist übrigens, wie Hjalmar Nilsson (310, pag. 187) bemerkt, charakteristisch für einen natürlichen Verwandtschaftskreis, zu dem wohl auch die Gattung Podophyllum gerechnet werden muss; die Epimediumgattung, welche gewöhnlich zu derselben Familie wie Podophyllum (Berberidaceae) gerechnet wird, entfernt sich dagegen durch viele Merkmale von diesem Verwandtschaftskreis, die Wurzeln weichen auch in morphologischer Beziehung erheblich von einander ab und sind, wie wir künftig sehen werden, in anatomischer Hinsicht scharf von einander getrennt.

Unter den Gramineen und Cyperaceen finden sich zahlreiche Repräsentanten der Waldflora. Die hierher gehörigen Gräser bilden nicht, wie manche Wiesengräser, dichte, sondern lockere Rasen oder sie haben zerstreuten Wuchs mit Ausläufern (vgl. 356, pag. 540). Die Wurzeln sind im Allgemeinen nicht so zahlreich und haben nicht so reich verzweigte und feine Nebenwurzeln, wie es bei den Wiesen- und noch mehr bei den Xerophytgräsern der Fall ist. Doch ist die Wurzelbildung bei den Waldgräsern ebenso wie bei den Wiesengräsern sehr wechselnd, und es kommt mir vor, als hätten wir hier mehrere Typen vor uns. Jedenfalls dürfte es sicher sein, dass auch die Wurzeln der Waldgräser sich hinsichtlich der Ausbildung der Rinde auf verschiedene

1) Zu den Uebergangsformen zwischen dem Paristypus und dem Podophyllumtypus könnte man auch das Wurzelsystem von Arum maculatum L. rechnen.

Weise verhalten, dass diese bei einigen zerstört, bei anderen erhalten wird, und parallel mit diesen anatomischen Verschiedenheiten gehen auch habituelle Differenzen. Ich hoffe künftig Gelegenheit zu finden, auf die Gräser und Carex-Arten der Waldflora mit Rücksicht auf ihr Wurzelsystem zurückzukommen.

Luzula pilosa Willd. (Fig. 2 Taf. XIX) hat, wie die Gattung überhaupt, zunächst den Saugwurzeltypus der Xerophilen.

Die Lebensweise der Waldpflanzen, deren Wurzeln in den an organischen Stoffen und Pilzhyphen so reichen Mull eingesenkt sind und deren grüne Theile sich in tiefem Schatten befinden, lockt sie, möchte man fast sagen, dazu, die Wurzeln, anstatt der Blätter, bei der Produktion organischer Substanz zu verwenden. Es ist auch innerhalb dieser Gruppe, wo wir die ganz oder theilweise saprophytischen Gewächse antreffen.

Ueber die Wurzelbildung der chlorophyllfreien Saprophyten wird eine Uebersicht mitgetheilt von Johow (188, pag. 489 ff.). welcher auch das Wurzelsystem einiger exotischen Arten abbildet (Taf. 14 Fig. 1—6). Das unterirdische System ist bei diesen Pflanzen überaus vielförmig; gewisse Formen haben gar keine Wurzeln, sondern eine ungetheilte „Rhizomknolle“ (z. B. Epipogum nutans Rchb. u. a.), andere, auch wurzellose Formen, haben ein korallenförmig verzweigtes Rhizom (Corallorrhiza, Epipogum aphyllum Sw. u. a.); bei denjenigen, welche Wurzeln besitzen, bilden diese meistens eine dichte verfilzte Masse aus entweder dicken, fleischigen (Neottia) oder dünnen [Monotropa, Pogoniopsis (Taf. 14 Fig. 5) u. a.] Wurzeln. Seltener [die Triuridaceen (Sciaphila abgebildet Taf. 14 Fig. 5), manche Burmanniaceen und Orchideen] haben die Wurzeln ein normales Aussehen, sind mehr fadenähnlich (Faserwurzeln) und gehen weiter aus einander.

In Bezug auf die eigenthümlichen und von den normalen abweichenden Formen, welche die Wurzeln gewisser tropischen epiphytischen Saprophyten annehmen s. bei Schimper (393).

Charakteristisch für die Saprophyten ist also eine mehr oder weniger weit gehende Tendenz, die Wurzelbildung zu reduciren, wobei das Fehlen feiner Absorptionswurzeln, sowie die Neigung der Wurzeln, von den typischen Wurzelformen abzuweichen und dicke, kurze Formen anzunehmen (d. h. die Oberfläche oder die Absorptionsfähigkeit zu reduciren, vgl. pag. 117), besonders auffallend ist. Das causale Moment bei diesem Vorgang ist offenbar das Fehlen des Chlorophylls. Das Fehlen des Chlorophylls bewirkt, wie z. B. Sachs ausführlich

auseinandersetzt (379, pag. 70 ff., pag. 359 u. a. a. O.), Veränderungen in der ganzen Organisation. Das Bedürfniss grösserer Blattflächen fällt weg, und mit der Oberflächenreduction wird auch die Transpiration reducirt, wie denn auch das Fehlen der Assimilation den mit Mineralsalzen beladenen Transpirationsstrom, sowie dessen Transportweg, den Holzkörper, mehr oder weniger überflüssig macht. Die Reduction oder der Schwund des absorbirenden Wurzelsystemes ist demgemäss eine secundäre Consequenz des Chlorophyllmangels. Es existirt zweifelsohne auch ein Zusammenhang zwischen diesem reducirten Standpunkte des Wurzelsystemes einerseits, und andererseits dem langsamen Wachsthum der Saprophyten und der geringen mechanischen Ausbildung des oberirdischen Systemes (vgl. a. a. O. pag. 368). Das Wurzelsystem der Saprophyten ist biologisch und morphologisch der diametrale Gegensatz zu dem der Annuellen.

Was hingegen die chlorophyllführenden Mullpflanzen betrifft, so ist es noch lange nicht aufgeklärt, welche von diesen zu einem gewissen Grade saprophytisch sind, und es ist sehr möglich, dass unter den oben erwähnten Waldpflanzen sich Halbsaprophyten (so Pyrola, vgl. z. B. 483, pag. 281) befinden. Besonders wahrscheinlich ist, dass unsere Orchideen, wenigstens gewisse unter ihnen, halb saprophytisch sind (vgl. 483, pag. 281, über Goodyera 356, pag. 325). Unter unseren Orchideen (d. h. unter den überhaupt wurzelbesitzenden) hat Malaxis die schwächste Wurzelbildung. Malaxis paludosa (L.) Sw. bildet an jedem Sprosse nur eine Wurzel, die, da sie gewöhnlich durch die Rinde des Rhizomes hinabwächst, sich der Aufmerksamkeit entzieht, weshalb die Pflanze oft für wurzellos gehalten wurde (356, pag. 323, wo auch andere Litteratur). Spiranthes spiralis (L.) K. Koch hat 1—3 dicke, cylindrische, als Speicherorgan functionirende Wurzeln (356, pag. 327, Fig. 152 B). Goodyera repens R. Br. bildet an ihrem kriechenden Rhizome höchst wenige (bisweilen nur eine einzige) kurze, relativ dicke (doch nicht angeschwollene) Wurzeln (356, pag. 325, Fig. 152 A). Sturmia Loeselii Reich. hat dünne, kurze, unverzweigte Wurzeln, jedoch in nicht allzu geringer Anzahl (vgl. 356, pag. 321, Fig. 149), — ein Wurzelsystem also, welches demjenigen der Zwiebelgewächse sehr nahe kommt (s. unten pag. 145).

Der Ophrydeentypus. Unsere einheimischen Ophrydeen zeigen hinsichtlich des Wurzelsystemes eine ziemlich grosse Uebereinstimmung unter einander. Allerdings finden sich natürlich Variationen in Bezug auf die Stärke, die Anzahl und das Tiefgehen der Wurzeln, allein

charakteristisch für diese Pflanzen überhaupt sind, ausser der bekannten Wurzelknolle, wenige grobe Wurzeln, welche bisweilen verzweigt sind, die aber nicht dünnere Nebenwurzeln bilden und welche keine Tendenz in die Tiefe zu gehen besitzen. Es dürfte berechtigt sein, diese Form als einen besonderen Typus aufzustellen und dieselbe als den Ophrydeentypus zu bezeichnen. (Vgl. Figg. 6—8.)

Wir werden in einem anderen Zusammenhange sehen, dass dieser Typus auch in anatomischer Hinsicht durchgreifende Merkmale besitzt.

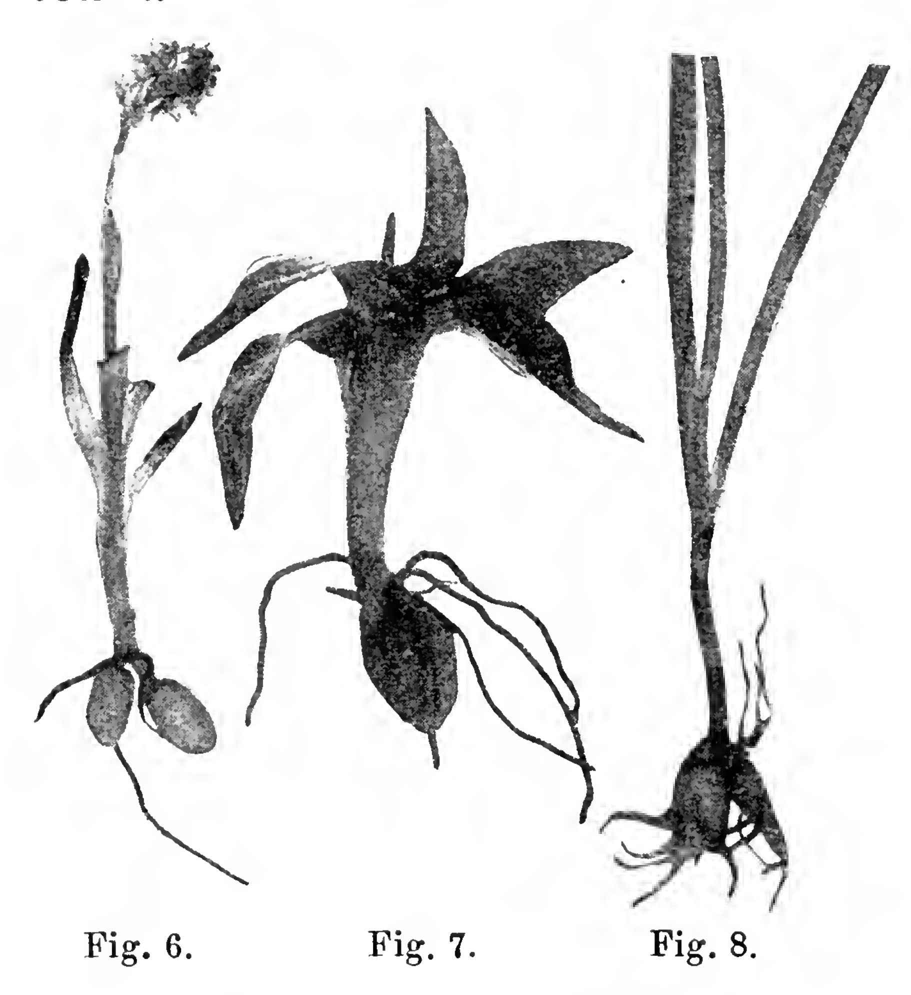


Fig. 6. Fig. 7. Fig. 8.

Fig. 6. Orchis ustulata L. Beinahe $^1/_2$ nat. Gr. — Fig. 7. Orchis mascula L. Beinahe $^1/_2$ nat. Gr. — Fig. 8. Gymnadenia conopsea R. Br. Beinahe $^1/_2$ nat. Gr.

Was die Variationen der Form der Knolle betrifft, die bekanntlich von systematischem Werth sind, so verweise ich auf die einschlägigen Arbeiten (vgl. auch 356, pag. 327 ff., Figg. 153—164).

Die biologischen Voraussetzungen für den Wurzeltypus der Ophrydeen finden sich theils in der Art ihres Vorkommens (vgl. oben), theils in der Beschaffenheit der Knolle, die nicht, wie z. B. eine Hyacinthuszwiebel ein an und für sich genügendes Haftorgan ist, sondern Haftwurzeln nöthig macht, theils wahrscheinlich auch in dem constanten Vorkommen von Pilzhyphen in der Wurzelrinde.

Der Epipactistypus. Bei Cypripedium und den grünen Cephalantereen sind die Wurzeln ebenfalls grob, in der Regel unverzweigt, aber im Allgemeinen erheblich länger als bei den Ophrydeen, wie sie auch einen kräftigeren anatomischen Bau besitzen. Bei Cypripedium Calceolus L. erreichen die Wurzeln (356, pag. 307) eine Länge von mehr als 30 cm. Die Epipactis- (vgl. Fig. 9) und Cephalanthera-Arten haben zahlreiche grobe Wurzeln, welche ebenso lang und länger als die des Cypripedium werden (vgl. 356,

pag. 309, Fig. 143, 144). Bei Listera ovata (L.) R. Br. können nach Irmisch (356, pag. 312) die Wurzeln 0,5 m lang werden. Die grössere Länge und kräftigere Ausbildung der Wurzeln bei den grünen Cypripedien und Cephalantereen stehen vermuthlich auch in Zusammenhang damit, dass ihre Wurzeln im Gegensatz zu denen der Ophrydeen mehrere, sogar viele Jahre hindurch leben. Bei Listera ovata können sie wenigstens 10 Jahre alt werden (a. a. O.; vgl. 356, pag. 307, 309, 312).

In Anbetracht der jetzt angedeuteten Verschiedenheiten in biologischer, habitueller und anatomischer Hinsicht dürfte es gerechtfertigt sein, das Wurzelsystem der jetzt erwähnten Pflanzen vom Typus der Ophrydeen auszusondern und als besondere Form aufzustellen. Diese Form könnte man als den Epipactistypus bezeichnen.

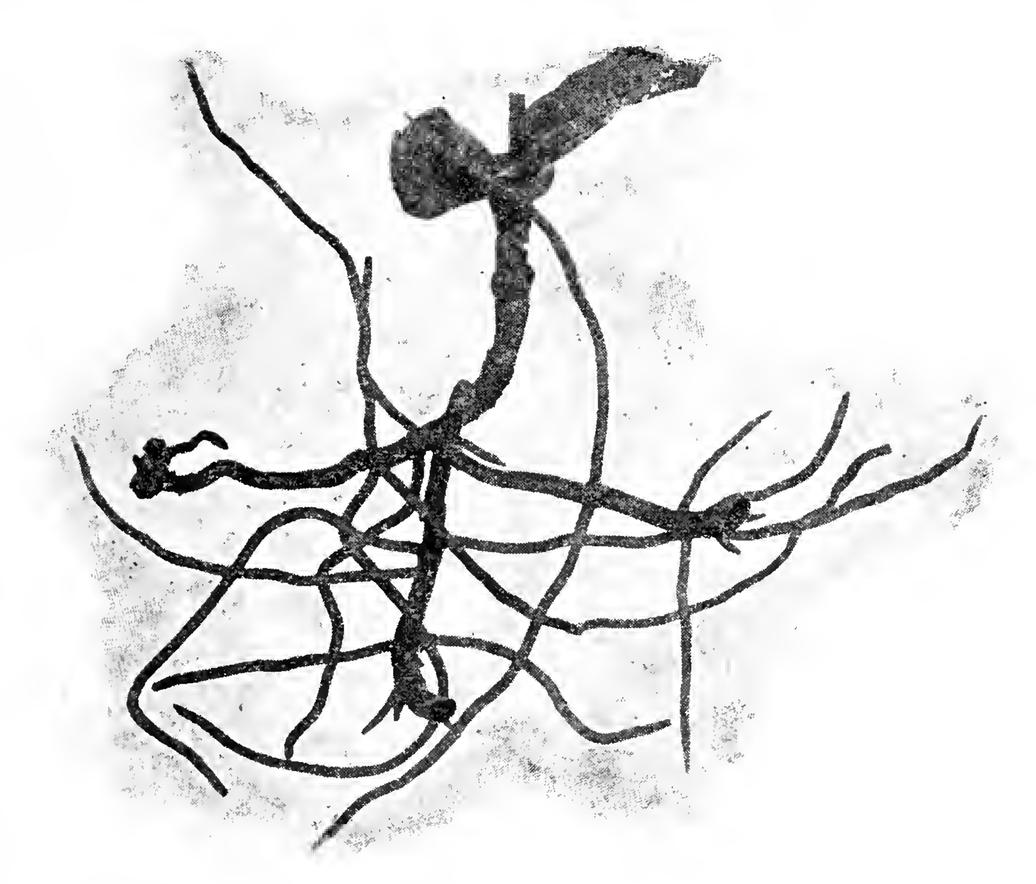


Fig. 9. Epipactis palustris Cr., aus H. B. L. ca. $^1/_2$ nat. Gr.

Zum Paristypus wurde oben das Wurzelsystem der Corydalis-Arten, welche ja Knollenstamm besitzen, gerechnet. Wir gelangen damit zur Betrachtung eines anderen Wurzeltypus, der sich allerdings in habitueller Hinsicht demjenigen der Waldpflanzen, insbesondere dem Paristypus, eng anschliesst, der aber in biologischer Beziehung gewöhnlich von diesem abweicht.

Der Zwiebelwurzeltypus. Es wurde schon im Vorigen als ein kausales Moment bei der Ausbildung des Paristypus der Umstand hervorgehoben, dass das Vorhandensein eines unterirdischen Stammes die Ansprüche an die Wurzeln als Haftorgane herabsetzt. Es sind

natürlich nicht nur die Rhizome, welche in dieser Hinsicht von Bedeutung sind, sondern auch die knollenförmigen unterirdischen Stämme. Dazu kommt, dass diese Stämme theils in manchen Fällen in einem Schleimgewebe Wasser aufspeichern (483, pag. 173), wodurch das Bedürfniss einer Wasserabsorption während ungünstiger Umstände beseitigt wird, theils die für die Entwickelung der Sprosse nöthige Reservnahrung führen. Das Wurzelsystem ist deshalb bei den hiehergehörigen Arten ziemlich reducirt. Nach den charakteristischsten und zahlreichsten Repräsentanten kann man den betreffenden Typus als den *Wurzeltypus der Zwiebelgewächse* oder den *Zwiebelwurzeltypus* bezeichnen. Der Zwiebelwurzeltypus und der *Paris-typus* sind diejenigen Wurzelsysteme, welche (abgesehen von den Wurzeln der Hydrophyten und Saprophyten) sich am meisten von der Hauptwurzel entfernen. Anstatt des so charakteristischen zusammengesetzt verzweigten Ruderattypus finden wir hier einfache, feine, von dem Stamme ausgehende Wurzeln. Man könnte den Eindruck bekommen, dass der Wurzelstamm weggefallen wäre und anstatt dessen mittelfeine Wurzeln an den als Ersatz functionirenden unterirdischen Stamm inserirt worden; genetisch ist die Entstehung natürlich eine andere: anstatt des einzigen stark verzweigten Wurzelstammes sind viele solche aufgetreten, dafür ist aber ihre Verzweigung beinahe auf Null reducirt worden und die Wurzeln selbst sind zart geworden.

Die Zwiebelgewächse kommen bekanntlich am zahlreichsten in heissen und trockenen Gegenden vor. Das Wurzelsystem wäre wohl kaum für ihren Wasserbedarf genügend entwickelt, falls sie in einem solchen Klima das ganze Jahr durch vegetirten, allein dies ist ja nicht der Fall. Die Vegetationsperiode der Zwiebelgewächse ist auf eine kürzere Zeit beschränkt und diese ist eine kühlere und feuchtere Jahreszeit. Dazu kommt, dass die Wurzeln, welche nur eine Vegetationsperiode leben, im Herbst, wenn der Boden feuchter ist, entwickelt werden.

Morphologisch wird der Zwiebelwurzeltypus dadurch charakterisirt, dass meistens *ziemlich zahlreiche Wurzeln* gebildet werden, welche in der Regel dicht bei einander ausgehen und *nicht tief hinabdrängen*, mehr weniger fein sind und *wenige oder keine Nebenwurzeln* bilden und (bei den eigentlichen Zwiebelgewächsen) *keine oder nur sehr spärliche Wurzelhaare* besitzen. In Bezug auf den Grad der Feinheit kann man innerhalb der Formserie zwei Extremen unterscheiden, von denen die eine durch überaus feinen, bisweilen geradezu haarfeinen, die andere durch

ziemlich-erheblich grobe Wurzeln ausgezeichnet ist. Zum ersten Typus, den man als die Gageaform bezeichnen könnte, gehören in erster Linie die Gattung Gagea (vgl. Fig. 10), ferner u. a. Crocus vernus Wulf. und C. speciosus Bieb., die Gattung Corydalis, Eranthis hiemalis Salisb. u. a.

Unter den Zwischenformen können Gladiolus communis L., Atherurus tripartitus Blume, Muscari botryoides Mill., Tulipa Gesneriana L., T. silvestris L. u. a. erwähnt werden.

Zur zweiten Form — wir bezeichnen diese als die Hyacinthusform — gehören unter vielen Hyacinthus orientalis L., H. ametystina L., Colchicum autumnale L., Scilla amoena L., S. campanulata Ait., S. pratensis W.&K., Ornithogalum comosum L., O. umbellatum L., Fritillaria imperialis L., Bulbocodium vernum L., die Narcissusgattung, Galanthus nivalis L. (Fig. 11) etc.

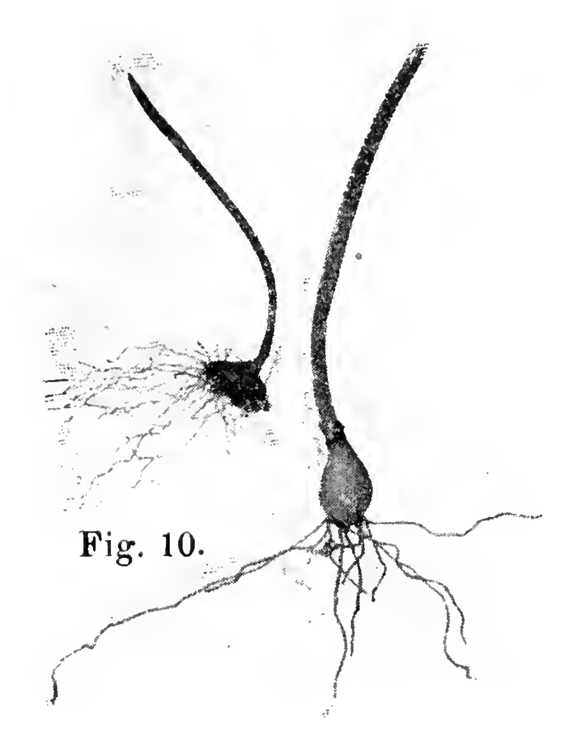


Fig. 10. Gagea stenopetala Reich., aus H.B.L. ca. 1/2 nat. Gr.
Fig. 11. Galanthus nivalis L., aus H.B.L. ca. 1/2 nat. Gr.

Innerhalb der Gattung Allium walten recht erhebliche Variationen in Bezug auf die Wurzelbildung. Gewisse Arten, z.B. Allium Orizaba Hort. und A. oleraceum L., haben schmächtige Wurzeln mit spärlichen Zweigen, andere, wie z. B. A. hymenorrhizum Ledeb. und A. senescens L. haben grobe Wurzeln und zahlreiche Zweige. Es verdient besonderer Erwähnung, dass A. ursinum L., obwohl Waldpflanze, grobe, lange Wurzeln mit ziemlich zahlreichen Zweigen besitzt. Dies dürfte wohl damit im Zusammenhange stehen, dass die Zwiebel bei A. ursinum relativ klein ist.

Ficaria verna Huds. kann auch zum Zwiebelwurzeltypus (am nächsten zur Hyacinthusform) gerechnet werden, obwohl sie durch die regelmässig auftretenden Nebenwurzeln ihre Verwandtschaft mit einem anderen Typus (s. unten pag. 159), zu dem sie auch geführt werden kann, darlegt.

Die Zwiebelgewächse zeigen fast durchgängig den oben beschriebenen Wurzeltypus (doch weicht Montbretia ab, s. unten pag. 159), während andere besonders dikotyle Pflanzen mit Knollenstamm oft

einen anderen Wurzeltypus zeigen. So Ranunculus bulbosus L. Gloxinia (s. pag. 136) und Cyclamen.

Ueber die bei gewissen Zwiebelgewächsen auftretenden Saftwurzeln oder, wie sie Rimbach nennt, Zugwurzeln s. u. a. 356, pag. 244 ff.; 367; 368, pag. 20, 33 etc.

Diejenige Wurzelform, welche wir im Vorhergehenden (pag. 144) als Epipactistypus bezeichnet haben, zeigt eine unverkennbare Annäherung an die vorher als Podophyllumtypus beschriebene Form. Es wurde bei der Behandlung dieses Typus hervorgehoben, dass diese den Uebergang bildet zu einem Wurzeltypus, welche als Haftwurzeltypus beschrieben werden sollte. In der That fliessen sowohl der Epipactis- wie der Podophyllumtypus ohne Grenze (was den äusseren Habitus betrifft) in diesen Typus hinüber und könnten ebensogut als Formen von diesem eingereiht werden.

Der Ausdruck **„Haftwurzeltypus“** erheischt eine nähere Erklärung. Er bezweckt nicht, die Bezeichnung eines gewissen engen Formenkreises zu sein, sondern ist ein Collectivname sämmtlicher derjenigen Wurzelsysteme oder Theile von Wurzelsystemen, bei Dimorphismus, s. unten pag. 155, bei denen der Habitus der Wurzeln kundgibt, dass die festigende Function ein Hauptfactor beim Zustandekommen des Typus gewesen ist. Doch muss hervorgehoben werden, dass die nahrungsspeichernde Function bei diesem Typus immer eine mehr weniger hervortretende Bedeutung besitzt,[1]) was auch aus der anatomischen Structur ersichtlich ist, und diese Function wird sogar in mehreren Fällen die Hauptaufgabe; die Haftwurzel wird zu einer Speicherwurzel.

Die biologischen Bedingungen für das Zustandekommen eines Wurzelsystemes vom Haftwurzeltypus könnten im Allgemeinen folgendermaassen angegeben werden: kräftiges oberirdisches System, nicht allzu stark entwickelter unterirdischer Stamm. Bei der Behandlung der einzelnen hiehergehörigen Typen werden wir Gelegenheit finden, das Gesagte näher zu beleuchten.

Die für den Haftwurzeltypus im Allgemeinen bezeichnenden Züge sind: grobe, ziemlich zahlreiche Wurzeln, gewöhnlich ziemlich tiefgehend mit meistens recht groben[2]), nicht sehr zahlreichen[2]), zuweilen verschwindenden, typisch nicht erheblich[2])

1) Bei den psammophilen Carex-Arten mit dimorphen Wurzeln (s. unten pag. 155) ist doch diese Function sicher reducirt worden.

2) Auch in dieser Hinsicht weichen die genannten Carices durch zahlreichere, feinere und mehr verzweigte Nebenwurzeln ab. Im Vergleich mit den Saugwurzeln bei denselben Formen treten doch auch hier die Züge des Haftwurzeltypus zu Tage.

verzweigten Nebenwurzeln. Ein für die Wurzeln vom Haftwurzeltypus gemeinsamer Zug — um etwas aus der bald kommenden eingehenderen anatomischen Darstellung zu anticipiren — ist auch die starke Entwickelung der Rinde. Auf dieser beruht grösstentheils die Dicke der Wurzel, und da dieselbe auch in den Nebenwurzeln öfters ziemlich gut entwickelt ist (Ausnahmen s. unten), werden auch diese relativ grob; der Centralcylinder ist auch umfangreich, zeigt aber immer eine Tendenz, Mark zu bilden und das secundäre Wachsthum ist bei den Dikotylen gewöhnlich nicht stark, zuweilen bleibt es aus und in der Regel veranlasst es nicht die Absprengung der Rinde. Mehrere verschiedene Formserien würden sich hier aufstellen lassen; ich werde in diesem Zusammenhange einige hervorheben, bei denen auch die natürliche Verwandtschaft zu Tage tritt.

Der Asparagustypus. Zahlreiche rhizombildende Monokotylen: Veratrum nigrum L., Uvularia grandiflora Sm., Anthericum ramosum L., Asparagus officinalis L., Tradescantia virginica L. u. a., haben einen Wurzeltypus, welcher hierher geführt werden muss: grobe, lange Wurzeln, die in ihrer ganzen Länge nur wenige oder eine Mehrzahl (z. B. Uvularia) Nebenwurzeln bilden. Bei Hemerocallis flava L. (Fig. 12), welche auch zu dieser Kategorie gehört, schwellen die Wurzeln hie und da zu Knollen an. Noch mehr ausgeprägt wird die Natur von Speicherwurzeln bei Asphodelus albus Willd. und Eremurus spectabilis MB., bei denen nur wenige Wurzeln ausgebildet werden, die aber an der Basis (Eremurus) oder weiter nach unten (Asphodelus) zu cylindrischen Knollen stark anschwellen.

Innerhalb der Familie Gramineae, wo ein ganz anderer Wurzeltypus vorherrschend ist, ist der jetzt beschriebene höchst selten; ich habe nur Gelegenheit gehabt, ganz wenige solche Fälle zu sehen. Molinia coerulea Moench besitzt überaus tiefgehende, zahlreiche grobe Wurzeln, welche ziemlich zahlreiche, in der Regel einfache Nebenwurzeln, die doch nicht so grob sind, tragen (Fig. 1 Taf. XVII).

Wenn es oben erwähnt wurde, dass dieser Wurzeltypus unter den Gräsern so selten ist, so erfordert dies eine Berichtigung. Wurzelsysteme mit groben Wurzeln, welche nicht sehr zahlreiche, spärlich verzweigte Nebenwurzeln haben, sind bei Gräsern nicht selten, solche werden bei vielen angetroffen; allein dies gilt von Sumpfformen oder von Formen, welche wenigstens an nassen Stellen wachsen können, und sowohl dieser biologische Umstand, wie der im Zusammenhang

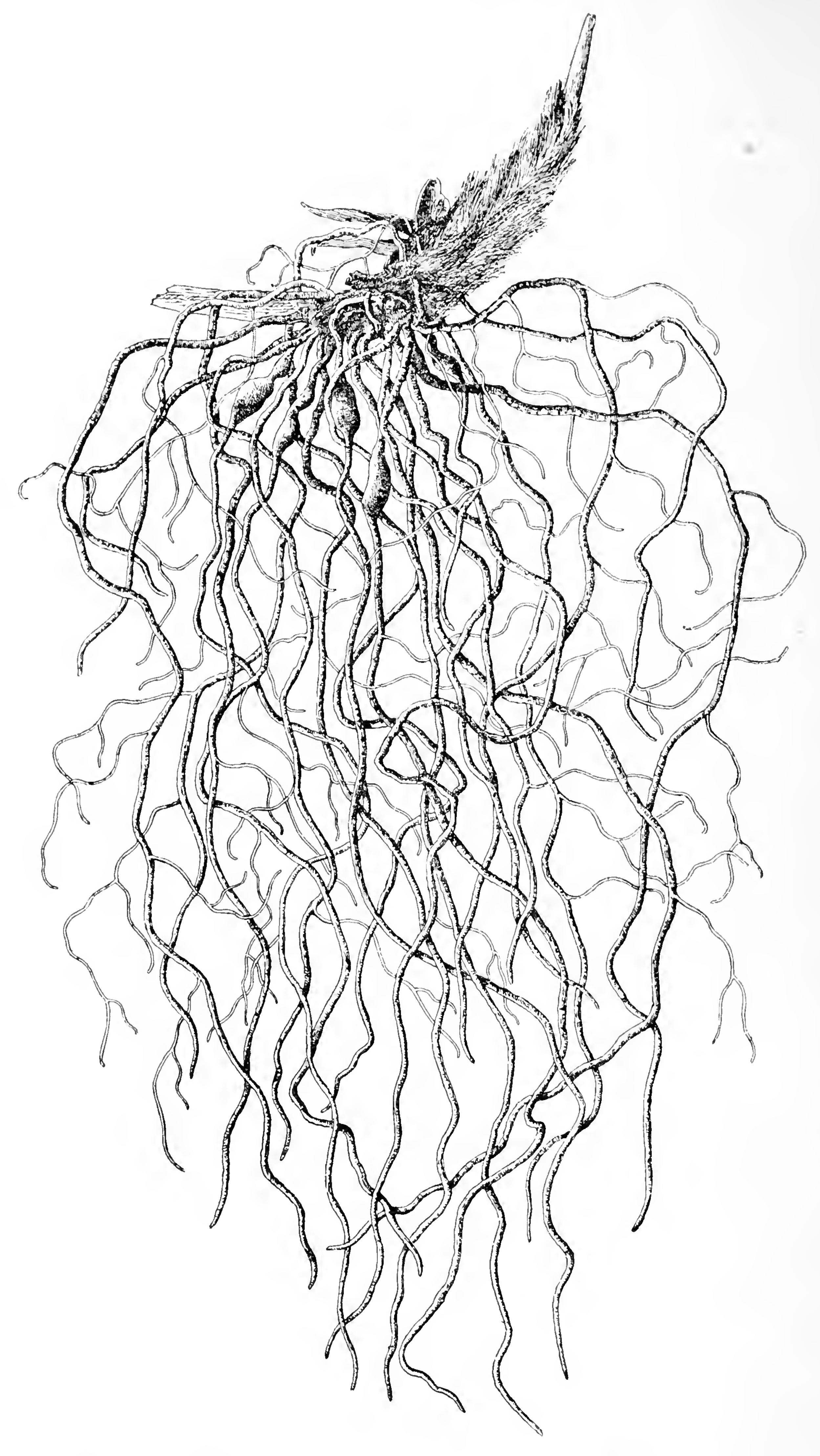


Fig. 12. Hemerocallis flava L., aus H. B. L. Etwas weniger als $^3/_5$ nat. Gr.

damit stehende anatomische Bau, welcher ein anderer als derjenige des Haftwurzeltypus ist,[1]) machen, dass diese Wurzeltypen richtigerweise nicht zu dieser Gruppe, sondern zu den Hydrophyttypen geführt werden müssen. Diese Eigenschaften sind natürlich charakteristisch nicht nur für die hydrophilen Gräser, sondern auch für die hydrophilen Wurzelsysteme überhaupt, und zeigen, dass diese Wurzelsysteme trotz habitueller Uebereinstimmungen (die ja durch ganz heterogene Factoren hervorgerufen werden können) eine Formserie für sich bilden, die von dem Haftwurzeltypus verschieden ist, wenn auch mannigfache Uebergänge zwischen beiden vorhanden sind.[1])

Molinia coerulea z. B., die ein Wiesengras ist, bildet einen natürlichen Uebergang zwischen der Haftwurzel und der Hydrophytwurzel. Der anatomische Bau ist der der letzteren (vgl. 211, pag. 16, 29). Die Wurzeln der Molinia coerulea können durch ihre Länge und Kraft in tiefere feuchtere Bodenschichten hineindringen, unter diejenigen, wo sich die feinen, mit einander verfilzten Wurzeln der Wiesengräser ausbreiten (vgl. unten pag. 153 f.).

Auch Nardus stricta L. (Fig. 1 Taf. XVIII) besitzt überaus grobe, tiefgehende Wurzeln erster Ordnung, deren Bau (211, pag. 29) dieselben unter die hydrophilen Typen stellt, während andererseits die feinen Nebenwurzeln auf eine biologische Verwandtschaft mit der xerophilen Haftwurzel (s. pag. 155) hinweisen; die Pflanze kommt auch sowohl an exquisit nassen als exquisit trockenen Standorten vor.

In Bezug auf die Morphologie des Wurzelsystemes schliessen sich Elymus arenarius L. und Psamma arenaria Roem & Sch. der Nardus stricta nahe an. Der anatomische Bau der Wurzeln ist hingegen ein anderer, und zwar ein völlig xerophiler.

Bei den Dikotylen sind es vor Allem zwei grosse Serien von Wurzelformen, welche dem Haftwurzeltypus subsummirt werden können. Die eine dieser Serien findet man bei manchen Ranunculaceen und Verwandten, die andere bei Compositen. Ihnen schliessen sich ausserdem mehr oder weniger vollständig die Wurzelsysteme einiger Pflanzen von anderer Verwandtschaft an.

Der Helleborustypus. Unter den gemeinsamen Zügen einer Mehrzahl von Pflanzen mit beblätterten Rhizomen (Podophyllum-Arten Caulophyllum thalictroides Mchx., Sanguinaria cana-

1) Dass die Haftwurzeln bei gewissen ausgeprägten Xerophilen mit dimorphen Wurzeln (vgl. unten) anatomische Züge haben, welche auf Hydrophilie hindeuten, ist ein eigenthümliches Verhältniss, auf das ich im anatomischen Theile näher zurückkommen werde.

densis L., Astilbe spec., Helleborus viridis L., Actaea spicata L.) führt Nilsson (310, pag. 186 ff.) an, dass sie „durchgängig grobe, hervorstehende, verzweigte Wurzelfäden“ besitzen (310 pag. 187). Der Verf. bemerkt ausserdem, dass die jetzt erwähnten Arten auch in systematischer Hinsicht einander nahe stehen, so zu sagen um die Ranunculaceen gruppirt. Es sind unter den verwandten Pflanzen keineswegs bloss die aufgezählten, welche diesen Wurzeltypus zeigen; derselbe tritt bei manchen anderen Arten, wie z. B. Trollius asiaticus L., Clematis-Arten, Adonis vernalis L. u. a. auf. Ein für alle diese Pflanzen gemeinsamer Zug ist, dass die Wurzeln grob sind und ebenfalls grobe Nebenwurzeln besitzen. Die Nebenwurzeln sind jedoch meistens nicht so spärlich wie beim Asparagustypus (s. oben pag. 149) und fehlen nimmer; oft sind sie verzweigt und zuweilen lösen sich die Wurzeln erster Ordnung in ihre Zweige auf, wie es bei der oben genannten Actaea spicata gewöhnlich der Fall ist und wodurch (rein morphologisch gesehen) ein Uebergang zum Mullsaugwurzeltypus zu stande kommt (vgl. pag. 134). Es ist übrigens bei den hierher gehörigen Pflanzen ein ziemlich gewöhnliches Verhältniss, dass gewisse Wurzeln erster Ordnung kürzer und feiner werden und sich in Zweige auflösen, während andere gröbere in die Tiefe gehen und sich erhalten.

Wie schon erwähnt, zeigen zahlreiche Ranunculaceen und Verwandte den beschriebenen Wurzeltypus, und in der That kann man sagen, dass bei den Ranunculaceen durchgängig eine Neigung, grobe Wurzeln zu bilden, vorhanden ist, eine Neigung, der allerdings durch eine xerophile Lebensweise bis zum Schwinden entgegengewirkt werden kann [wenn die normalen Wurzeln nicht zugleich für die Stoffspeicherung beschlagnahmt werden (wie bei Ranunculus illyricus L., s. unten)], dadurch, dass die Pflanze klein und niedrig wird (z. B. bei Ranunculus pygmaeus Wg. u. a.) oder durch Ausbildung eines kräftig befestigenden und nährstoffspeichernden unterirdischen Stammes bei gleichzeitig verminderten Ansprüchen von Seite des oberirdischen Systemes an die Wurzeln (Anemone). Manche Ranunculaceen stimmen bezüglich der groben Wurzeln erster Ordnung mit dem Haftwurzeltypus überein, besitzen aber feine Saugwurzeln. Dadurch entsteht ein anderer Typus, wovon weiter unten pag. 158 f. die Rede sein wird.

Auch Pflanzen einer ganz anderen systematischen Stellung als die genannten haben ein Wurzelsystem vom Haftwurzeltypus; so hat die zu den Polemoniaceen gehörige Phlox divaricata L. ein Wurzel-

system, das mit demjenigen z. B. bei Veratrum oder Podophyllum nahe übereinstimmt.

Der Silphiumtypus. Die dritte Gruppe der Wurzelsysteme vom Haftwurzeltypus würde ich als den Haftwurzeltypus par préférence bezeichnen wollen. Derselbe findet sich besonders bei den Synanthereen, wo zahlreiche Formen von denen, welche eine persistirende Hauptwurzel nicht besitzen, den betreffenden Typus in mehr oder weniger reiner Form zeigen.

Dieser Typus wird dadurch charakterisirt, dass die groben tiefgehenden Wurzeln nicht gleichmässig in ihrer ganzen Länge, sondern vorzugsweise gegen die Spitze zu Nebenwurzeln erzeugen. Die Nebenwurzeln sind relativ grob, ziemlich fein, einfach oder gewöhnlich verzweigt, und die Wurzeln erster Ordnung werden nicht in sie aufgelöst, [1]) sondern der Wurzelstamm setzt sein Abwärtswachsthum fort, um dann aufs neue gegen die Spitze eine Sammlung von Nebenwurzeln zu bilden.

Es ist einleuchtend, dass ein Wurzelsystem dieser Art ein sehr kräftiges Verankerungsorgan sein muss (vgl. pag. 117) und es findet sich auch in seiner typischsten Form bei den hochwüchsigen, blattreichen Silphium-Arten, wo der unterirdische Stamm im Vergleich zu den oberirdischen Theilen nicht einen so grossen Umfang besitzt. Ich habe deshalb in meiner vorläufigen Mittheilung (Bot. Not. 1900) den betreffenden Typus unter dem Namen Silphiumtypus beschrieben.

Eben deshalb, weil die groben Wurzeln erster Ordnung nicht durch Auflösung in Zweige ihre Kraft auf eine Menge Punkte zersplittern, können sie wie starke „Ankertaue“ in die Tiefe dringen.

Zugleich wird hierdurch auch ein anderer Vortheil erzielt. Die mit diesem Wurzeltypus versehenen Gewächse haben oft ihren Stammsitz an mit Pflanzen dicht bewachsenen Localitäten (Graswiesen, Prärien), wo die obersten Bodenschichten äusserst dicht von einer Menge Wurzeln durchsponnen sind, Wurzeln, welche sich in erster Linie dort ausbreiten (besonders die der Mehrzahl der Gräser) und mit deren feinen Absorptionswurzeln, die ihnen sowohl in Anzahl wie Beschaffen-

1) Dies ist in der Regel und bei den für den Typus repräsentativen Wurzeln der Fall; es ist doch auch hier, wie bei dem Haftwurzeltypus der Ranunculaceen, ein sehr gewöhnliches Verhältniss, dass ein Theil der Wurzeln nicht so tief gehen, feiner bleiben und sich in Nebenwurzeln auflösen. Einen anatomischen Unterschied zwischen diesen Wurzelformen habe ich in keinem Falle gesehen (wie natürlich auch keine scharfe habituelle Grenze zwischen ihnen vorhanden ist; auch bei feineren, früh nebenwurzelbildenden Wurzeln setzt der Wurzelstamm oft sein Wachsthum fort).

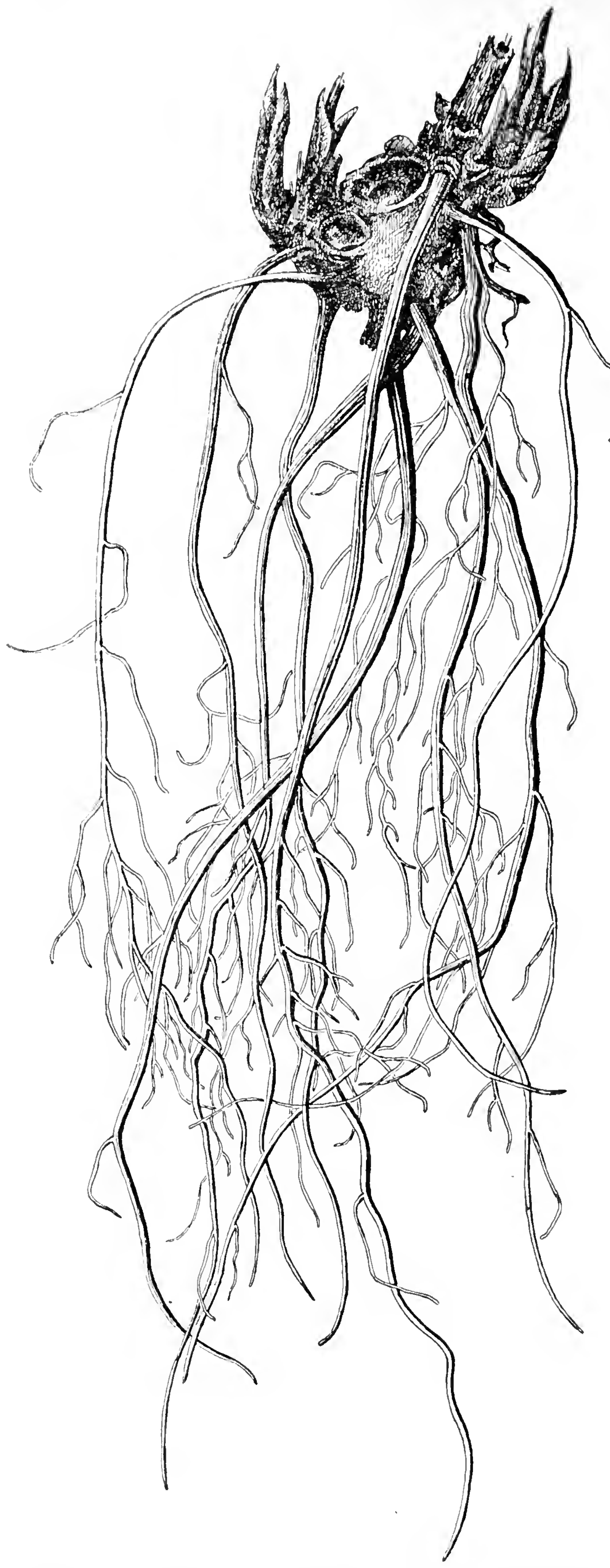


Fig. 13. Silphium trifoliatum L. (H. B. L.). Theil des Pseudo-Rhizomes. ca. 1/2 nat. Gr.

heit überlegen sind, die Absorptionswurzeln des in Rede stehenden Typus nicht mit Aussicht auf Erfolg würden wetteifern können. Dadurch aber, dass die Wurzelstämme in die Tiefe dringen und, ihre Kräfte ersparend, dort in von Wurzeln weniger durchsponnenen, wasser- und nährstoffreicheren Bodenschichten die Hauptmasse der Absorptionswurzeln entwickeln, wird diese Konkurrenz vermieden oder wenigstens vermindert.

Die Wurzelsysteme von diesem Typus betheiligen sich an der Bildung der tieferen Wurzelschicht, welche gegenüber den oberflächlich gelegenen so zu sagen eine unterirdische Parallele zu den höher gelegenen Schichten der überirdischen Vegetation im Vergleich zu den niedrigeren bildet.

Dieser Wurzeltypus findet sich nach meinen Beobachtungen bei Silphium laevigatum Pursh., S. trifoliatum L. (Fig. 13) und S. connatum L., bei zahlreichen Hieracium - Arten, Chrysanthemum Leucanthemum L.

[Gnaphalium silvaticum L. und G. norvegicum Gunn.[1]], Arnica montana L., und er kommt zweifelsohne bei einer grossen Anzahl anderer Compositen vor, ferner bei Pulmonaria officinalis L. u. a.

Der Papilionacé Orobus vernus L. hat auch ein Wurzelsystem, das am nächsten mit diesem Typus verwandt ist, indem die Mehrzahl der groben Wurzeln erst gegen die Spitze hin Nebenwurzeln bilden und zwar hier in Form eines starken Bündels aus relativ groben, wiederholt verzweigten Nebenwurzeln, in welche sich der Wurzelstamm nicht auflöst. Es kommt mir vor, als wäre eine Tendenz zu ähnlicher Wurzelbildung bei manchen Papilionaceen vorhanden.

Haftwurzeln bei Dimorphismus. Es bleiben zuletzt übrig einige Formen des Haftwurzeltypus, die eine ganz besondere Gruppe bilden, indem bei den resp. Pflanzen nicht die ganzen Wurzelsysteme, sondern nur gewisse Wurzeln diese Form besitzen. Die betreffenden Wurzelsysteme sind nämlich dimorph; ausser den feinen Saugwurzeln, welche sehr stark verzweigt sind und sich in den oberen Bodenschichten ausbreiten, werden grobe, kräftige Wurzeln gebildet, welche spärlichere Nebenwurzeln bilden und sich tief in den Boden hineinbohren. Dies ist der Fall bei Carex arenaria L. (Fig. 5 Taf. XVI), wo Buchenau (36), Warming (482) und Erikson (97) diese langen Wurzeln, die von Erikson „Haftwurzeln", von Warming „Sicherheitswurzeln" (482, pag. 181, Fig. 23 B) genannt werden, beschrieben haben. Warming bemerkt, dass diese Wurzeln, abgesehen davon, dass sie die Pflanze in dem losen Boden, wo die Winde mit dem Sande herumtaumeln, kräftig befestigen, zugleich Wasser aus grösseren Tiefen, wo auch in den trockenen „Klitten" immer Feuchtigkeit vorhanden ist, heraufholen (l. c.; 483, pag. 166, 210). Selbst habe ich (an einem Sandstrande in Halland) Haftwurzeln von Carex arenaria ausgegraben, welche mehr als meterlang waren und eine stark feuchte Schicht von grobem Kies erreichten. (In der Oberfläche war der feine Sand dem Gefühlssinn lufttrocken.) Sie endigten hier mit ausgeplatteten Spitzen, die den Steinen förmlich angesaugt waren und an die Formen, welche die Spitzen der Wurzelhaare öfters annehmen, stark erinnerten (vgl. 404; 379, Fig. 9). Die Haftwurzeln bilden hie und da, meistens tiefer abwärts, feine verzweigte Nebenwurzeln, welche doch nicht die Entwickelung deren der Saug-

1) bilden einen Uebergang zu dem gleichförmig nebenwurzelbildenden Typus.

wurzeln erreichen. Es ist ziemlich sicher, dass mehrere andere psammophile Carices einen ähnlichen Dimorphismus besitzen. So habe ich denselben bei C. Schreberi Schrank. constatirt, wo er ebenso ausgeprägt und in ganz derselben Form wie bei C. arenaria auftritt; bei C. incurva Lightf. ist er vorhanden, obwohl in weniger ausgeprägter Form als bei C. arenaria. Bei C. obtusata Liljebl. kann dagegen von einem Dimorphismus kaum die Rede sein; allerdings finden sich sowohl tiefgehende gröbere als mehr oberflächlich verlaufende feinere, mehr verzweigte Wurzeln, allein die beiden Arten divergiren relativ wenig und gehen ohne Grenze in einander hinüber.

In diesem Zusammenhange verdienen auch die u. a. bei gewissen Zwiebelgewächsen vorkommenden Saftwurzeln (Raunkiaer) oder Zugwurzeln (Rimbach) genannt zu werden. Für nähere Beschreibung und Litteratur sei besonders auf 356, 367, 368, 142 (II pag. 472) verwiesen.

Es wurde oben als Haftwurzel par préférence derjenige Wurzeltypus bezeichnet, wo die Nebenwurzeln vorzugsweise an den unteren Theilen der Wurzelstämme ausgebildet werden. Dies ist indessen selbstverständlich mehr ein Ausnahmefall, der nur bei einer geringen Anzahl adventiver Wurzelsysteme zu finden ist. Denken wir uns hingegen die Nebenwurzeln aufwärts gerückt und gleichmässig auf den ganzen Wurzelstamm, der in dieselben nicht aufgeht, vertheilt, so erhalten wir das Bild desjenigen Wurzeltypus, welcher bei Adventivwurzeln jeder Art der gewöhnlichste ist.

Der adventive Saugwurzeltypus der Xerophyten. In Bezug auf die Dicke des Wurzelstammes und die Masse, Verzweigung und relative Stärke der Nebenwurzeln können zwei auseinander gehende Formserien unterschieden werden. Der in der einen Richtung extremste Typus ist ausgezeichnet durch dünne Wurzeln erster Ordnung, welche eine grosse Menge Nebenwurzeln entsenden, die ihrerseits reich und wiederholt in äusserst feine Endzweige getheilt sind. Dieser Wurzeltypus ist also vor allem ein Saugwurzeltypus, und da sowohl seine morphologische als anatomische Organisation auf seine Anpassung an das Bedürfniss einer kräftigen Absorption hindeutet, könnte man denselben als den adventiven **Saugwurzeltypus** der Xerophyten bezeichnen.[1] Dieser Typus tritt in ausgeprägter Form bei den psammophilen Ca-

1) Dass diese Wurzeln fast ausschliesslich für Absorptionszwecke gebildet werden, erhellt auch daraus, dass sie, wie Erikson (95) und Warming constatirt haben, vom Rhizome in allen Richtungen, auch aufwärts, hinauswachsen.

rices mit dimorphen Wurzeln auf (vgl. pag. 155) wie Carex arenaria (s. Fig. 5 Taf. XVI), C. Schreberi, C. incurva, ferner bei Carex praecox Jacq., C. obtusata Liljebl., bei der Gattung Luzula (vgl. Fig. 2 Taf. XIX) und bei Juncus trifidus L. (Fig. 1 Taf. XIX, [vgl. unten pag. 163 ff.], die Bildung und Verzweigung der Nebenwurzeln ist jedoch hier weniger stark; die allerdings äusserst feinen Nebenwurzeln sind nicht lang und zuweilen einfach), bei einer grossen Anzahl Gräser, in erster Linie natürlich bei den ausgeprägt xerophilen, wie Festuca ovina L. (Fig. 2 Taf. XVII), Festuca rubra-Formen aus trockenem Sandboden, F. sciuroides Roth, Corynephorus canescens P.B., Airopsis caryophyllea Fr., A. praecox Fr., Phleum arenarium L., Poa bulbosa L., Holcus mollis L. (vgl. auch oben pag. 141; über psammophile Gräser mit andersartiger Wurzelbildung siehe pag. 151), aber auch bei anderen wie Holcus lanatus L., Anthoxanthum odoratum L. (wo die Wurzelmasse doch nicht so bedeutend ist), welche beide wohl zur Wiesenvegetation gezählt werden müssen (vgl. 356, pag. 542), bei Ranunculus illyricus L. u. s. w.

Was die Wiesengräser betrifft, so sagt Raunkiaer von ihnen (356, pag. 541), dass sie unter sich sehr verschieden und namentlich in sehr ungleichem Grade xerophil gebaut sind. Der Verf. bezieht sich hierbei auf die Blätter, das nämliche gilt aber auch von den Wurzeln und zwar sowohl in Bezug auf den anatomischen Bau wie den Habitus.

Der Wurzeltypus der Wiesengräser. Die Mehrzahl unserer gemeinsten eigentlichen Wiesengräser [wie Phleum alpinum L. (Fig. 3 Taf. XVII) und Ph. pratense L., Alopecurus pratensis L., Agrostis canina L., Festuca rubra L., wenn sie auf reicherem, feuchterem Boden wächst, Avena elatior L. u. a.] haben eine Wurzelbildung, die sich ziemlich nahe der oben geschilderten anschliesst; sie weicht nur durch etwas gröbere Wurzeln erster Ordnung und etwas weniger starke Entwickelung der Nebenwurzeln ab. Diesem Typus schliessen sich habituell die Wurzelsysteme einiger Carices an, die vorwiegend auf trockenem Boden wachsen und wo besondere Haftwurzeln fehlen, wie Carex leporina L., und vermuthlich auch vieler anderer Pflanzen; auf Grund der hier dominirenden Stellung der Gräser würde man indessen den betreffenden Typus als den Wurzeltypus der Wiesengräser bezeichnen können.

Dass die eigentlichen Wiesengräser einen so xerophilen Habitus im Wurzelsysteme zeigen, kann eigenthümlich erscheinen, da ja die

Feuchtigkeit im Boden der Wiese ziemlich gross ist (60—80 % des Sättigungszustandes: 483, pag. 273) und die Wiese nach Warming (l. c.) als ein Genossenschaftstypus, der sich auf der Grenze zwischen den mesophilen und den hydrophilen Genossenschaften befindet, aufzufassen ist. Allein man darf dabei nicht vergessen, dass diese Pflanzen auch auf erheblich trockenerem, magererem Boden gedeihen können (483, pag. 275 ff.; über Grasfluren 356, pag. 543) und dass, wie schon oben (pag. 153 f.) angedeutet wurde, die Wurzeln der dicht wachsenden, öfters rasenbildenden Gräser, welche nicht sehr tief gehen, sondern eine dichte, wirre Masse in den obersten Bodenschichten bilden, infolge dessen in einen starken gegenseitigen Wettkampf um Platz, Wasser und Nährstoffe gerathen und zur Bildung zahlreicher, feiner Saugwurzeln getrieben werden. Doch ist die weniger intensive Nebenwurzelbildung und die im Vergleich mit dem Saugwurzeltypus der Xerophilen etwas grössere Stärke der Wurzeln ein Zeugniss davon, dass der Wurzeltypus der Wiesengräser eine Annäherung an eine mesophile-hydrophile Anpassung zeigt, ein Umstand, der bei der künftigen Behandlung der anatomischen Structur noch deutlicher hervortreten wird. Wir werden dabei sehen, dass die Wiesengräser, wie sie in ihrem Vorkommen so zu sagen zwischen Xerophilie und Neigung zur Hydrophilie schwanken und wie diese Intermediärstellung im Habitus des Wurzelsystemes zum Vorschein kommt — und zwar nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern auch bei einer bestimmten Art mit Anpassungsfähigkeit an verschiedene Standorte, wie die in den verschiedensten Bodenarten gedeihende Festuca rubra (vergl. oben pag. 125, 157) — dies Schwanken zwischen Xerophilie und Hydrophilie ebenfalls, und zwar am deutlichsten, im anatomischen Baue der Wurzeln zeigen.

Ueber Wiesengräser mit anderweitiger Wurzelbildung siehe oben pag. 151.

Der allgemeine Adventivwurzeltypus der Mesophyten. Der Wurzeltypus der Wiesengräser führt uns auf eine andere, weit umfassendere Serie von derselben allgemeinen Form (gleichförmig nebenwurzelbildende Wurzeln), eine Serie, welcher vielleicht die Mehrzahl adventiver Wurzelsysteme überhaupt angehören und die in noch höherem Grade als der vorhin erwähnte Graswurzeltypus eine Centralstellung unter den adventiven Wurzelsystemen einnimmt. Ich denke hierbei an diejenigen Formen, wo die Wurzeln erster Ordnung mittelmässig zahlreiche und mittelmässig feine Nebenwurzeln bilden, welche ihrerseits mehr weniger reich, aber doch nicht

sehr stark verzweigt sind. Es liegt in der Natur der Sache, dass dieser Wurzeltypus, der gleichförmig nebenwurzelbildende Adventivwurzeltypus mit mässig dicken, verzweigten Nebenwurzeln, vorzugsweise bei mesophyten Pflanzen zu finden ist. Auf Grund seiner allgemeinen Verbreitung könnte man denselben vielleicht gar als den allgemeinen Adventivwurzeltypus der Mesophyten bezeichnen. Im Uebrigen zeigt er in Bezug auf die Stärke der Nebenwurzeln alle denkbaren Abstufungen, und zwar von den relativ groben Nebenwurzeln mancher Formen, wie Anemone Hepatica L., Montbretia crocosmiflora Hort.[1]) (obs. die Verschiedenheit von der Wurzelbildung der Zwiebelgewächse im Allgemeinen [vgl. pag. 145 ff.]), bis zu den feinen Nebenwurzeln anderer Arten, wie z. B. Geum-Arten, Bartsia alpina L.

Bei verschiedenen Wurzelbildungen von diesem Typus zeigt sich eine Annäherung oder ein Uebergang zum Silphiumtypus (vergl. pag. 153), in dem die Nebenwurzeln vorzugsweise an den unteren Theilen der Wurzelstämme gebildet werden; so öfters bei Anemone Hepatica, Veronica spicata L., Thalictrum Kochii Fr.

Der gleichförmig nebenwurzelbildende Typus mit einfachen Nebenwurzeln. Ebenso, wie einerseits zahlreiche Uebergangsformen von dem jetzt abgehandelten Wurzeltypus zu dem adventiven Saugwurzeltypus der Xerophyten bei Pflanzen mit entsprechender Anpassung sich finden, so finden sich andererseits alle möglichen Nuancen zwischen dem ersteren und dem dieser hinsichtlich der Entwickelung der Nebenwurzeln in entgegengesetzter Richtung nächststehenden Typus, dem gleichförmig nebenwurzelbildenden Typus mit einfachen Nebenwurzeln. Die Gattung Ranunculus z. B. ist instructiv in Bezug auf die Wurzelbildung. Der auf trockenem Boden wachsende R. illyricus hat Wurzeln, welche dem Saugwurzeltypus der Xerophyten am nächsten kommen, R. nemorosus DC. hat zunächst den gleichförmig nebenwurzelbildenden Typus mit mittelfeinen, reich verzweigten Nebenwurzeln, R. repens L. und R. acris L. schwanken je nach der Beschaffenheit des Standortes (in erster Linie nach dem Feuchtigkeitsgehalt) zwischen dem gleichförmig nebenwurzelbildenden Typus mit verzweigten und dem mit einfachen Nebenwurzeln, R. nivalis L. und R. glacialis L. haben den letztgenannten Typus, und die Zahl der einfachen Nebenwurzeln ist gering, ja sie können sogar fehlen; dies scheint bei R.

1) Die Wurzelsysteme dieser beiden Arten zeigen eine Annäherung an den Mullsaugwurzeltypus (vgl. pag. 134).

pygmaeus Wg. sogar Regel zu sein, und die Wurzelbildung dieser Art repräsentirt demgemäss ein Extrem, das demjenigen bei R. illyricus entgegengesetzt ist.

Thalictrum Kochii wurde schon unter denjenigen Formen, welche verzweigte Nebenwurzeln besitzen, genannt; Th. aquilegiaefolium L., Th. simplex L. und Th. tuberosum L. haben dagegen einfache Nebenwurzeln.

Auf dem Uebergange zwischen beiden Typen, dem letzteren am nächsten stehend, mit spärlichen Wurzeln dritter Ordnung versehen, befinden sich die Wurzelsysteme z. B. mehrerer Compositen, wie Achillaea Millefolium L., Antennaria dioica Gaertn., Bellis perennis L., ferner Succisa pratensis Moench., Veronica saxatilis Scop. u. a. Saussurea alpina DC. hat in der Regel einfache Nebenwurzeln.

Primula officinalis Jacq. hat grobe Wurzeln erster Ordnung mit verzweigten Nebenwurzeln, P. farinosa L. und in noch höherem Grade P. stricta Horn. haben feine Wurzeln erster Ordnung mit einfachen Nebenwurzeln.

Wenn man von dem Typus mit verzweigten Nebenwurzeln behaupten kann, dass er vorzugsweise den Mesophyten angehört, so ist dies dagegen nicht bei den mit einfachen Nebenwurzeln der Fall. Allerdings gibt es eine ganze Reihe Mesophyten, welche diesen Wurzeltypus besitzen (vgl. auch die angeführten Beispiele), allein er ist doch bei diesen weit seltener als bei den hydrophilen Pflanzen, zu deren Wurzelbildung wir jetzt übergehen.

Hydrophytenwurzeln.

Uebergangsformen bei Annuellen. Auch bei der Betrachtung der hydrophilen Wurzelsysteme bietet das Wurzelsystem der Annuellen den besten Ausgangspunkt dar. Wie bei diesen alle Uebergänge von dem ausgeprägten Ruderattypus zum Pfahlwurzeltypus, d. h. zu den Formen, wo die Bedeutung der Hauptwurzel bis zum Dominiren gesteigert wird, angetroffen werden, so finden wir hier auch nuancirte Uebergangsformen in der entgegengesetzten Richtung, d. h. zu solchen Formen, bei denen die Hauptwurzel immer mehr an Bedeutung verliert, um schliesslich zu verschwinden und von Adventivwurzeln ersetzt zu werden.

Den ersten Schritt in dieser Richtung nehmen diejenigen Annuellen, deren Keimwurzel allerdings nicht abstirbt und verschwindet, aber doch dadurch reducirt wird, dass Adventivwurzeln am

hypocotylen Stammtheile erzeugt werden. Dies ist der Fall bei z. B. Senecio vulgaris L. (Fig. 2 Taf. XVIII), Polygonum lapathifolium Ait. (Fig. 3 Taf. XVI), P. Persicaria L. (vgl. 480, pag. 11), Impatiens noli tangere L., Cardamine silvatica Link. (vgl. oben pag. 138) u. a.

Es ist einleuchtend, dass, je mehr die adventiven Wurzeln an Kraft gewinnen, um so stärker die Reduction der Hauptwurzel wird.

Noch einen Schritt in dieser Richtung machen die annuellen Ranunculaceen. Bei diesen[1]) ist nämlich (s. besonders 24, z. B. pag. 635 ff.) Regel, dass die Hauptwurzel äusserst dünn bleibt und keine bedeutendere Rolle spielt, während dagegen vom hypocotylen Stammtheile oder sogar auch weiter oben Adventivwurzeln ausgehen, welche allmählich ein kräftiges Wurzelsystem bilden. So wird bei der Keimung von Myosurus minimus L., mit welchem angeblich Ceratocephalus falcatus Pers. in dieser Hinsicht übereinstimmt, eine Hauptwurzel gebildet, welche 4—6 Mal dünner ist, als der hypocotyle Stammtheil und keine Nebenwurzeln erzeugt. Dagegen wird an der Basis des hypocotylen Stammtheiles ein Kranz von Wurzeln angelegt (denen sich bisweilen andere weiter oben anschliessen), die sich später verzweigen und eine dichte Wurzelmasse erzeugen, in welcher es schwer hält, die immerfort einfache Hauptwurzel zu entdecken (angef. Arb. pag. 554). In seiner grossen Arbeit über Ranunculus arvensis L. beschreibt Nihoul dessen Wurzelsystem in folgender Weise (309, pag. 21): „L'axe hypocotylé se continue inférieurement dans une racine principale toujours peu développée et ne portant que quelques radicelles grêles. Au contraire, de fortes racines adventives se sont développées aux premiers noeuds de la tige principale. Ces racines portent elles mêmes quelques ramifications grêles et sont disposées autour de l'axe hypocotylé avec lesquelles on pourrait les confondre.“ Diese Form des Wurzelsystemes erinnert ja, wie auch der Verf. sofort hinzufügt,[2]) lebhaft an die bei vielen monokotylen Keimpflanzen herrschende.

Bei den erwähnten Pflanzen, die ja terrestrisch sind, scheint es wirklich, als ob die Neigung die Hauptwurzel mit Adventivwurzeln zu ersetzen mit einer erblichen Disposition in Zusammenhang stünde,

---

1) Mit Ausnahme von den Adonis-Arten (24, pag. 552).

1) Diese Aehnlichkeit der Ranunculaceen mit den Monokotylen ist schon von Bonnier bemerkt worden.

und man kann nicht behaupten, dass sie hier von der Lebensweise direkt bedingt wird [1]).

Dies ist dagegen zweifelsohne der Fall bei einer anderen Serie annueller Gewächse, wo dieselbe Erscheinung angetroffen wird, nämlich bei den hydrophilen.

Beispiele von Uebergangsformen zwischen dem Ruderattypus und einem Wurzelsystem aus Adventivwurzeln vom Hydrophyttypus mit reducirter Hauptwurzel bieten z. B. Gnaphalium uliginosum L. (Fig. 5, Taf. XVIII), Bidens tripartita L. und B. cernua L. u. a. Bei Ranunculus sceleratus L. ist die Hauptwurzel schon bedeutungslos.

Worauf beruht dann dieser Zug, der, wie wir schon bei der allgemeinen Betrachtung des Zusammenhanges zwischen Bodenqualität und Wurzelform hervorgehoben haben, durchgängig alle Pflanzen mit hydrophiler Anpassung auszeichnet und der darin besteht, dass die Hauptwurzel verschwindet und von Adventivwurzeln ersetzt wird?

Die Ursache ist nicht schwer zu finden.

Es ist leicht, in der Natur zu constatiren, dass die Wurzeln der Hydrophyten überhaupt nur eine kurze Zeit leben, was auch Schenck bei der Behandlung der Biologie der Wasserpflanzen hervorhebt (389). Aller Wahrscheinlichkeit nach beruht dies auf dem mangelnden Luftgehalt, wodurch die Intensität des Lebensprocesses herabgesetzt wird und der bei dem im Sumpfboden vorhandenen Reichthum an organischen Stoffen die Entstehung von die Wurzeln angreifenden Fäulnissprocessen begünstigt (vgl. 379, pag. 238). Andererseits wirkt der Wassergehalt des Bodens als ein Reiz zu steter Bildung neuer Wurzeln von der Stammpartie aus.

Von teleologischem Gesichtspunkte ist es einleuchtend, dass diese Anordnung für die Hydrophyten von grosser biologischer Bedeutung ist; wenn sich die Keimwurzel zu einem reich verzweigten Wurzelbaum und zum Träger sämmtlicher Wurzeln entwickelte, so würde ja, da sie vom Tode getroffen wurde, dadurch das ganze Wurzelsystem der Pflanze zerstört werden und somit das ganze Wurzelmaterial verloren gehen. Hingegen bedeutet es für die Vitalität der Pflanze wenig, wenn die auf einem primären Stadium stehende Keimwurzel und die wenig verzweigten Adventivwurzeln allmählich absterben, da, wie ge-

---

1) Bei Impatiens noli tangere und Cardamine silvatica dürfte wohl dagegen die schwache Entwickelung und das Schwinden der Hauptwurzel mit der Lebensweise in Zusammenhang stehen. Vgl. oben pag. 138 f.

sagt, neue Wurzeln mit Leichtigkeit am zuwachsenden Stamm gebildet werden.

Um nun zu einer Betrachtung der Adventivwurzeln der Hydrophilen überzugehen, so muss zuerst hervorgehoben werden, dass diese in Aussehen und Bau nicht mit den an Landpflanzen experimentell hervorgerufenen Wasserwurzeln übereinstimmen. Letztere sind im Allgemeinen dünn, erstere dagegen meistens relativ dick; sie haben sich durch Ausbildung grosser Luftlacunen dem Medium angepasst.

Hydrophyt-Adventivwurzeln mit reichlicherer Nebenwurzelbildung. Wie oben (pag. 160) erwähnt wurde, sind die Wurzeln der Sumpfpflanzen im Allgemeinen gleichförmig nebenwurzelbildend mit einfachen oder wenig verzweigten Nebenwurzeln. Auch letztere sind in der Regel ziemlich stark. Doch gibt es eine Anzahl Sumpfpflanzen, deren Nebenwurzeln in dieser Hinsicht einen Uebergang zu einem auf eine energischere Absorption abgesehenen Typus bilden, indem sie sowohl ziemlich reich verzweigt als auch fein sind. Hierher gehören z. B. Juncus squarrosus L. (Fig. 3 Taf. XVIII) (die Nebenwurzeln äusserst fein), J. effusus L. (Fig. 4 Taf. XVIII), J. conglomeratus L. und J. filiformis L. (Nebenwurzeln etwas stärker). Auch Phragmites communis Trin. hat Nebenwurzeln, die ein paar Mal verzweigt sind. Alle diese Arten wachsen in der Regel auf nährstoffärmeren Standorten und können ja auch auf stets oder zeitweise trockenem Boden vorkommen. Besonders gilt dies von Juncus squarrosus und Phragmites communis. Bezüglich des ersteren bemerkt Buchenau (38, pag. 46), dass er „auf dürre Heiden hinausgeht“ und (38, pag. 185), dass er „auf Heiden und feuchtem Sandboden verbreitet ist“. Er constatirt zugleich, dass die Blätter xerophile Anpassung zeigen (38, pag. 46).[1]

Dass Phragmites communis auf trockenem Sand vorkommen kann, ist von Buchenau und von Warming (482, pag. 182) constatirt worden. In diesem Zusammenhang könnte auch Nardus stricta angeführt werden, dessen Wurzelbildung (die oben pag. 151 behandelt wurde) derjenigen von Juncus squarrosus ähnelt, und der wie diese Art sowohl auf exquisit nassen (nährstoffarmen) als auf exquisit trockenen (sandigen) Localitäten auftritt[2]).

Einmal verzweigte Nebenwurzeln, d. h. Wurzeln dritter Ordnung, sind bei den Sumpfpflanzen gar nicht selten; man trifft sie mehr

1) Vgl. auch N. H. Nilsson, Einiges über die Biologie der schwedischen Sumpfpflanzen. Bot. C. Bd. 76, 1898, pag. 3.

2) Vgl. 482, pag. 188; 154; Nilsson l. c., etc.

weniger constant bei manchen Carices, Scirpus lacustris L., S. maritimus L., Glyceria fluitans R. Br., Myosotis palustris Roth, Menyanthes trifoliata L., Valeriana dioica L. u. a.

Der Nymphaeatypus. Bei der Mehrzahl der Sumpfpflanzen sind indessen die Nebenwurzeln einfach oder tragen nur ver-



Fig. 14. Wurzelsystem von Ranunculus Flammula L. ca. $^1/_2$ nat. Gr.

einzelte Zweige. Dies ist der Fall z. B. bei Sium angustifolium L. und S. latifolium L., Ranunculus Lingua L. und R. Flammula L. (Fig. 14)[1]), Caltha palustris L., Naumburgia thyrsiflora Reich. (Fig. 4 Taf. XVII), Senecio paludosus L., bei den

1) Aus Versehen ist in meiner vorläufigen Mittheilung (Bot. N., 1900, pag. 215) Ranunculus Flammula dem Lobeliatypus subsummirt worden.

Sparganium-Arten, Acorus Calamus L., Juncus castaneus Sm. (Fig. 15), J. biglumis L. und J. triglumis L., Triglochin palustre L., Alisma Plantago L., Eriophorum angustifolium Roth., Eleocharis palustris R. Br. u. a.

Auch der Classe der Limnaeen angehörige Pflanzen (vgl. 483, pag. 127 ff.) haben Wurzeln von diesem Typus, und zwar besonders die mit Schwimmblättern versehenen, wie Nymphaea und Nuphar, aber auch Arten mit gänzlich submersem Spross wie Hippuris vulgaris L. v. fluviatilis.



Fig. 15. Juncus castaneus Sm., aus nassem Lehmboden. Beinahe $^1/_2$ nat. Gr.

Der betreffende Typus findet sich sogar bei Pflanzen, welche auf dem Uebergange zur Genossenschaftsclasse der Hydrochariten stehen (vgl. 483, pag. 116 ff.), indem sie wenigstens können frei schwimmend sein, z. B. Myriophyllum-Arten, Pontederia.

Der Lobeliatypus. Gleichwie alle Uebergänge zwischen dem Typus mit verzweigten und dem mit einfachen Nebenwurzeln vorhanden sind, so geht der letzterwähnte ohne Grenze in einen noch

weiter reducirten Typus, wo die Wurzeln erster Ordnung keine Nebenwurzeln bilden, über.

Uebergangsformen dieser Art trifft man schon bei gewissen Sumpfpflanzen wie Scirpus pauciflorus Lightf., Catabrosa algida Fr., Iris spuria L., Stratiotes aloides L. u. a., unter den Limnaeen bei z. B. Hottonia palustris L. (die ja auch freischwimmend sein kann) und die submersen Potamogeton pectinatus L. und P. crispus L., welche feine Wurzeln mit einzelnen Nebenwurzeln besitzen.[1])

In der Regel ganz ohne Nebenwurzeln sind unter den Sumpfpflanzen Ranunculus pygmaeus Wg., die Drosera-Arten (Fig. 7 Taf. XVIII), Scirpus parvulus Roehm. et Sch., Hydrocotyle vulgaris L. (welche habituell und biologisch sich den Waldmullpflanzen nahe anschliesst), Saxifraga rivularis L. u. a., unter den Limnaeen die mit Schwimmblättern versehene Hydrocleis, die submersen Bulliarda aquatica DC., Elatine-Arten, Montia, Subularia aquatica L., Lobelia Dortmanna L. (Fig. 6 Taf. XVIII) u. a., unter den Hydrochariten Hydrocharis Morsus Ranae L. und Lemnae.[2])

Es liegt auf der Hand, dass ein Wurzelsystem aus einfachen Adventivwurzeln sowohl als Haft- wie als Saugorgan wenig leistungsfähig sein muss, besonders wenn, wie es bei diesem Typus der Fall ist, Wurzelhaare gänzlich oder so gut wie gänzlich fehlen. Der anatomische Bau ist bei diesen Wurzeln auch kein solcher, dass er einigermaassen erheblichere Anforderungen an Festigkeit oder Absorption erfüllen kann. Solche Ansprüche werden aber auch an diese Wurzeln gar nicht gestellt. Dies gilt schon von den in stets nassem Boden und feuchter Atmosphäre vegetirenden Sumpfpflanzen, besonders von den niedrig-

1) Auch eine und dieselbe Art kann je nach dem Vorkommen an verschiedenen Localitäten sowohl diesen stark reducirten als einen vollkommeneren Wurzeltypus besitzen. Dies ist der Fall z. B. bei Parnassia palustris L., die auf trockenem Boden zahlreiche und sogar ziemlich reich verzweigte Nebenwurzeln entwickeln kann, auf Sumpfboden dagegen öfters vollkommen ohne Nebenwurzeln auftritt.

2) Erst nachdem diese Abtheilung schon lange fertig vorgelegen hatte, kamen mir Warming's Botaniske Exkursioner 3 Skarridsö (484) in die Hände. In dieser Arbeit beschreibt der Verf. an mehreren Stellen als die typische Wasserwurzelform die mit kurzen, unverzweigten, dichten Nebenwurzeln versehene, und bemerkt, dass es noch einen anderen Typus von Wasserwurzeln gibt, nämlich die nicht nebenwurzelbildenden (wie bei Lobelia Dortmanna); a. Arb. siehe namentlich pag. 171, 196, 197.

wüchsigen, aber natürlich in noch höherem Grade von den im Wasser untergetauchten Pflanzen, bei denen ja die Transpiration wegfällt (vgl. 389, 390) und von den freischwimmenden. Innerhalb der Gruppe der letzteren werden auch die ganz wurzellosen Lemna arrhiza L., Ceratophyllum (wo doch bei der Keimung Wurzeln gebildet werden), Utricularia u. a. angetroffen.

Die Pfahlwurzel.

Wir kehren jetzt zu unserem Ausgangspunkt, die Hauptwurzel der Annuellen, zurück. Es wurde oben (pag. 132 f.) hervorgehoben, dass der Ruderattypus in erster Linie einen Saugwurzeltypus darstellt und dass er ausgebildet wird, wenn die Ansprüche an die absorbirende Function grösser, die Ansprüche an die Haftfunction aber geringer sind und wenn die Bodenqualität für eine ausgiebige Saugwurzelbildung geeignet ist. Es wurde darauf als ein Centraltypus unter den primären Wurzelsystemen eine Form hingestellt, welche angeblich bei Atriplex-Arten, Lampsana u. a. vorkam, eine Form, welche offenbar grösseren Anforderungen an das Wurzelsystem als Haftorgan bei etwas weniger günstigen Bedingungen für die Nebenwurzelbildung entspricht. Ebenso wie von diesem Typus alle Uebergänge zu dem „exclusiven Ruderattypus“, wenn ich so sagen darf, d. h. zu dem Typus, wo der Hauptwurzelstamm immer mehr für die absorbirenden Nebenwurzeln zurücktritt, so findet sich auch eine vollständige Serie von Uebergangsformen in der entgegengesetzten Richtung. In dem Maasse nämlich, wie einerseits die Bedingungen für die Saugwurzelbildung weniger günstig werden, andererseits die Anforderungen an die Haftfunction der Wurzeln grösser werden, übernimmt der Wurzelstamm die Führung innerhalb des Wurzelsystemes, seine Kraft wird vermehrt, er geht tiefer in den Boden hinab und wird zu einer Pfahlwurzel. Mit dem Namen Pfahlwurzel hat man öfters ein von einer Hauptwurzel mit ihren Nebenwurzeln gebildetes Wurzelsystem im Allgemeinen bezeichnet. Es dürfte indessen angemessen sein, dieser Benennung einen besonderen, engeren Sinn zu geben. Ich bezeichne also mit dem Namen Pfahlwurzel einen öfters pfahl- oder zapfenähnlichen, mehr weniger tief hinabdringenden, nach unten schmäler werdenden Hauptwurzelstamm, der sich nicht in Zweige auflöst und in den völlig typischen Fällen nur Absorptionswurzeln bildet, welche durch ihre Feinheit sich stark von jenem unterscheiden. Wenn wir uns der im Vorhergehenden (pag. 117, 127 f.) dargestellten Auseinandersetzungen und Versuchsresultate erinnern, auf

welche, um Wiederholungen zu vermeiden, hier hingewiesen wird, so werden wir zu erwarten haben, dass der Pfahlwurzeltypus theils bei Pflanzen, die eine starke Verankerung nöthig haben, theils bei Xerophyten anzutreffen sei. Ausserdem bleibt noch ein anderes wichtiges Moment zu berücksichtigen.

In den allgemeinen Betrachtungen über die Functionen der Wurzeln (pag. 117 f.) wurde als das idealste Speicherorgan derjenige Wurzeltypus charakterisirt, der bei der geringsten Verzweigung das grösstmögliche innere Volumen und die kürzesten Transportwege für die Reservenahrung besitzt. Es ist einleuchtend, dass gerade der Pfahlwurzeltypus diesem Ideale am besten entspricht. Auch ist die Pfahlwurzel, wenn sie zur typischen Ausbildung gelangt, in der Mehrzahl der Fälle ein Speicherorgan. Sie kann als haftende und nahrungsspeichernde Hauptwurzel charakterisirt werden.

A. Die Pfahlwurzel bei den Annuellen.

Die eigentlichen Annuellen haben ja ein besonderes vegetatives Speicherorgan nicht nöthig; auch hat die Hauptwurzel, falls sie auch vom Pfahlwurzeltypus ist, bei ihnen nicht den Charakter einer Speicherwurzel. Wir werden in einem anderen Zusammenhange eingehend nachweisen, wie in Abhängigkeit hiervon sich ein Unterschied im anatomischen Baue der annuellen Hauptwurzel, sie mag nun von Ruderat- oder Pfahlwurzeltypus sein, und der biennen-perennen geltend macht. Hier wie in der Mehrzahl der Fälle decken sich die morphologischen und anatomischen Typen nicht mit einander. Ohne hier auf Einzelheiten einzugehen, will ich nur hervorheben, dass die bienne-perenne Hauptwurzel im Zusammenhange mit ihrer Function als Speicherorgan und im Zusammenhange damit, dass schon ihre Form, abgesehen von ihrem Baue, sie zu einem guten Haftorgan macht, im Allgemeinen einen mehr parenchymatischen Bau und schwächer ausgebildete Holzelemente besitzt als die annuelle Hauptwurzel, die sich dagegen durch ihren starken Holzkörper auszeichnet.

Was die Annuellen betrifft, so sind es also nur die beiden vorher berührten Momente, das Verankerungsbedürfniss und die Bodenqualität, welche mit der Entstehung eines Wurzelsystemes vom Pfahlwurzeltypus im Zusammenhang stehen.

Von annuellen Pflanzen, deren Wurzelsysteme sich dem Pfahlwurzeltypus mehr weniger nähern, ohne ihn doch völlig zu erreichen, erwähne ich Polygonum aviculare L. (Fig. 16), Cakile mari-

tima Scop., Atriplex litoralis L. und andere Atriplex-Arten, Saxifraga tridactylites L. (vgl. unten pag. 170), Draba nemorosa L. u. a.

Eine mehr typische Pfahlwurzel haben unter anderen Annuellen Gentiana campestris L., Arnoseris minima (L.) Schweig. et Koerte, Hypochaeris glabra L. (völlig typisch), Arabis Thaliana L., Spergularia campestris Aschers., Torilis Anthriscus (L.) C. G. Gmel., Cannabis sativa L. (Fig. 17).[1])

Indessen liegt es ja in der Natur der Sache, dass die Pfahlwurzel in ihrer typischen Form bei den Annuellen nicht gemein sein kann, ist sie ja doch nicht die Wurzelform, welche an die rasche Entwickelung und energische Absorption jener Pflanzen angepasst ist.

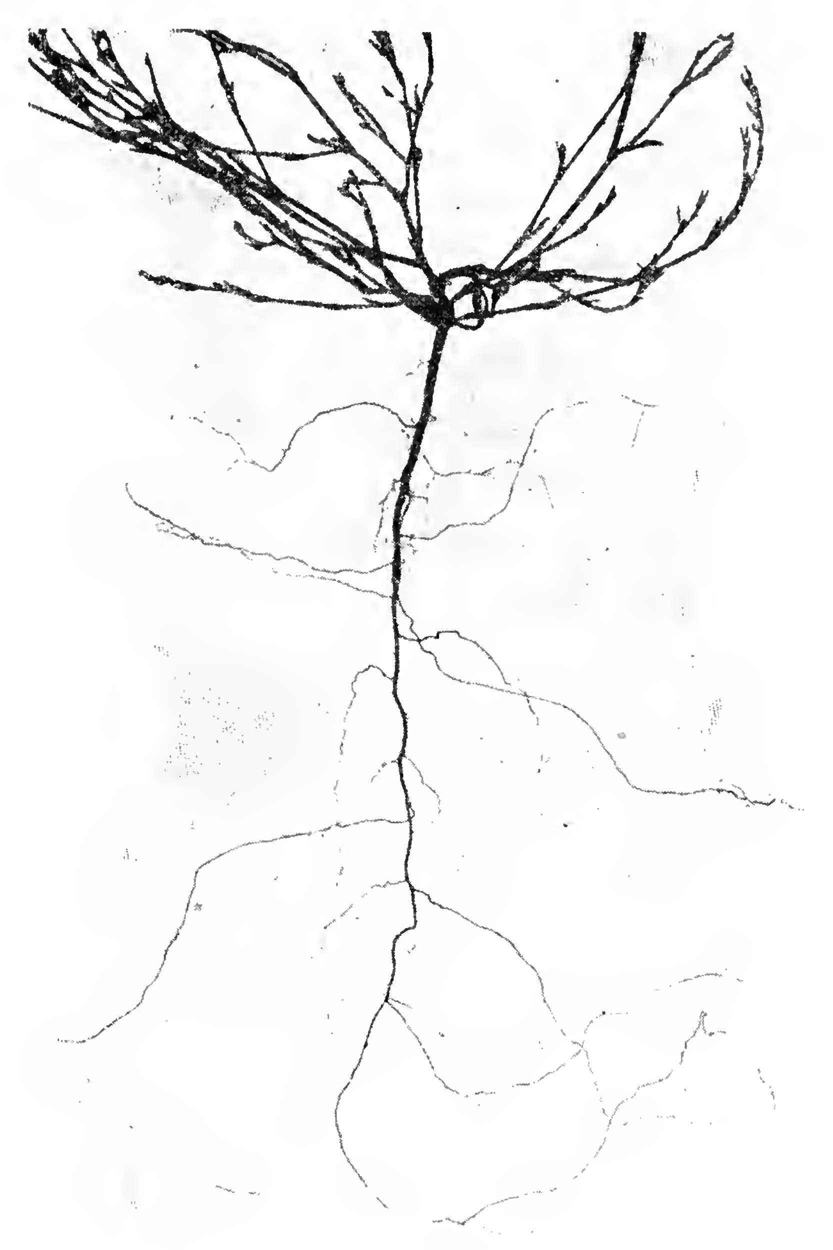


Fig. 16. Polygonum aviculare L. Etwas mehr als $^1/_2$ nat. Gr.

B. Die Pfahlwurzel bei den Biennen.

Dagegen ist die fragliche Wurzelform um so häufiger bei den Biennen, ja sie ist die typische Wurzelform der Biennen. Bei den zweijährigen Gewächsen bleibt bekanntlich die bei der Keimung gebildete persistirende Hauptachse während des ersten Jahres unentwickelt und erzeugt in dieser Zeit nur eine Rosette von grundständigen Blättern und eine Knospe, aus welcher der florale Stamm des nächsten Jahres hervorgeht (vgl. z. B. 480, pag. 14; 310, pag. 33; 2, pag. 4). Ihre Entwickelung ist also erheblich langsamer als die der Annuellen und die Transpiration der basalen Blattrosette selbst-

1) Es verdient hervorgehoben zu werden, dass einige von diesen Pflanzen in morphologischer Beziehung einen Uebergang zu den biennen Pflanzen bilden (vgl. 480, pag. 13).

verständlich gering; das Absorptionsbedürfniss ist infolge dessen in diesem ersten Jahre auch gering. Wenn im folgenden Jahre grössere Ansprüche in dieser Beziehung an das Wurzelsystem gestellt werden, hat es schon genügende Ausbildung erreicht, um sie erfüllen zu können. Die hier stattfindende langsamere Entwickelung des Wurzelsystemes steht in voller Uebereinstimmung mit dem Lebensprocesse der ganzen Pflanze.

Es ist erst bei den zweijährigen Gewächsen, wo die Pfahlwurzel den Charakter eines Speicherorganes bekommt. In der Regel ist bei den Biennen die Pfahlwurzel das eigentliche Speichermagazin, indem die Stammpartie allzu unbedeutend ist, um in dieser Hinsicht eine grössere Rolle spielen zu können (vgl. 480, pag. 14). Was für eine grosse Bedeutung die speichernde Function bei der Entstehung der Pfahlwurzel besitzt, erhellt auch daraus, dass, wie Warming (480, pag. 15) hervorhebt, eine Anzahl Biennen, wie Draba verna L., Saxifraga tridactylites u. a., bei denen die rosettenförmig angeordneten Blätter sich den Winter über frisch erhalten und zweifelsohne einen Theil der nöthigen Reservenahrung führen, eine recht kleine Hauptwurzel besitzen. Diese bilden ja auch einen Uebergang zwischen den ein- und zweijährigen Pflanzen (480, pag. 13, 15). In Bezug auf die Pfahlwurzel als Speicherorgan finden sich also innerhalb der Gruppe der Biennen alle Abstufungen von dem einen Extremtypus, der Hauptwurzel bei den soeben erwähnten, sich unmittelbar an die Annuellen anschliessenden Pflanzen, bei denen ihre Bedeutung und Ausbildung in dieser Hinsicht gering ist, zu dem anderen Typus, der von den in der Cultur entstandenen Wurzeln der Rübe, Pastinake u. s. w. repräsentirt wird, und wo die Speicherfunction in einer fast abnormen Weise in den Vordergrund getreten ist. Dabei erreichen die oben erwähnten Veränderungen ihren Höhepunkt; die Holzelemente werden bis zum Schwinden reducirt, die Nebenwurzeln werden spärlicher und erlangen ganz und gar den Charakter von Saugwurzeln; der Unterschied zwischen ihnen und der Hauptwurzel wird demgemäss immer mehr verschärft.

Dass die Saugwurzelbildung beim Vorhandensein unterirdischer Speicherorgane, sie mögen diesen oder jenen morphologischen Werth besitzen, herabgesetzt wird, ist eine Erscheinung, die überall vorkommt; sie ist auch nicht schwer zu verstehen, wenn man sich vergegenwärtigt, dass die Pflanze in der safterfüllten Parenchymmasse des Speicherorganes zugleich ein werthvolles Wasserreservoir besitzt. Dass wiederum die vorhandenen Nebenwurzeln in der Regel zarte

Saugwurzeln bleiben und in ein Verstärkungsstadium, worin sie gröber und kräftiger werden, nicht eintreten, kann auch nicht befremden, denn ausser der starken Pfahlwurzel sind keine Haftwurzeln von nöthen; die mit einer solchen Wurzel versehene Pflanze kann mit einer Bildsäule, die auf einem im Boden befindlichen Sockel ruht, verglichen werden.

Die biennen Culturpflanzen, deren Pfahlwurzel zu einer mehr weniger stark deformirten Speicherwurzel verwandelt worden, sind ja allbekannt: Pastinak, Mohrrübe, Rübe, Kohlrübe, Runkelrübe, rothe Rübe sind einem jeden bekannte Formen. Von wildwachsenden zweijährigen Pflanzen hat beispielweise Campanula Rapunculus L. (Fig. 18) eine ausgeprägte Speicherwurzel.



Fig. 17. Fig. 18.

Fig. 17. Wurzelsystem von Cannabis sativa L. Beinahe $1/2$ nat. Gr. — Fig. 18. Campanula Rapunculus L. Beinahe $1/2$ nat. Gr.

Bei den wildwachsenden zweijährigen Pflanzen, und zwar auch bei den Stammformen der oben erwähnten Culturpflanzen, hält sich doch im Allgemeinen die Pfahlwurzel als Speicherorgan so zu sagen innerhalb mehr normaler Grenzen; sie hat keine so grosse Umwandlung von dem Bau der Hauptwurzel der Annuellen erlitten; die Zugfestigkeits- und die Wassertransportorgane, d. h. die verholzten Elemente, sind hier lange nicht so reducirt. In ihrem Habitus haben diese Pfahlwurzeln auch ein mehr normales Gepräge: der Stamm ist schmäler, mehr tiefgehend und trägt zahlreichere Nebenwurzeln.

Von Biennen mit Pfahlwurzel von diesem Typus erwähne ich: Dipsacus pilosus L., Reseda luteola L., Plantago Coro-

nopus L. (die ja auch einjährig sein kann), Carum Carvi L., Erysimum hieraciifolium L., Brassica campestris L. β biennis Metzg., Lepidium campestre L. (R. Br.), Oenothera biennis L., die wildwachsenden Formen von Daucus Carota L. und Pastinaca sativa L. u. s. w.

Es liegt in der Natur der Sache, dass ebenso wie alle Uebergangsformen zwischen der typischen Pfahlwurzel und der extremen Speicherhauptwurzel vorhanden sind, und gleichwie bei den Annuellen eine continuirliche Serie Zwischenformen den Uebergang zwischen dem Ruderattypus und dem Pfahlwurzeltypus vermittelt, so auch bei den Biennen derartige Uebergänge zwischen den letzterwähnten Typen angetroffen werden. Ich habe öfters gesehen, wie die Pfahlwurzel frühzeitig gespalten und in Zweige aufgelöst worden war (wenn auch diese Zweige die Tendenz sich zu erhalten selten aufgeben), z. B. bei Silene rupestris L., Saxifraga adscendens L. (sie wachsen ja auch oft in dünner Erdschicht auf Felsengrund), Arabis Gerardi Bess., Geranium Robertianum L. u. a.

Es dürfte keinen Zweifel erleiden, dass gleichwie bei der Wurzelbildung überhaupt, so auch bei der Entstehung der Pfahlwurzel und der Speicherhauptwurzel die Erblichkeit eine bedeutungsvolle Rolle spielt, wenn es auch hier wie immer äusserst schwer und meistens unmöglich ist, die verwickelten Knäuel von Einflüssen zu entwirren und in concreten Fällen zu entscheiden, was auf die Rechnung der angeerbten Tendenz zu schreiben ist. So viel lässt sich indessen behaupten, dass gleichwie gewisse andere Wurzeltypen vorzugsweise bei Pflanzen aus einem bestimmten Verwandtschaftskreise angetroffen werden (vgl. den Silphiumtypus und die Compositen [pag. 153] sowie den bei den Ranunculaceen und Verwandten vorherrschenden Wurzeltypus [pag. 151 f.] und den Wurzeltypus der Orchideen [pag. 143 f.] u. s. w.), so scheint auch die Neigung, pfahlförmige Hauptwurzeln zu bilden, bei gewissen Familien grösser als bei anderen zu sein. Ich denke hierbei insbesondere an Umbellaten und Cruciferen, unter denen eine grosse Anzahl sowohl von Annuellen als Biennen und Perennen eine mehr weniger typische Pfahlwurzel besitzen.

C. Die Pfahlwurzel bei den Perennen im Allgemeinen.

Es wurden die Perennen erwähnt. Wir haben uns bis jetzt ausschliesslich mit der Pfahlwurzel der Annuellen und Biennen beschäftigt; allein sie ist ja keineswegs auf diese beschränkt. Bei einer grossen Anzahl mehrjähriger Gewächse persistirt bekanntlich die Keim-

wurzel während des ganzen Lebens der Pflanze (oder wenigstens während längerer Zeit) und stellt ihr eigentliches Perennirungsorgan dar. Wie bedeutungsvoll das Vorhandensein oder Fehlen einer persistirenden Hauptwurzel für die krautartigen Perennen auch sein mag, so dürften doch diese Verhältnisse schwerlich einen geeigneten Grund für die Eintheilung dieser Pflanzen in morphologische Hauptgruppen abgeben können. Die Dauerhaftigkeit der Hauptwurzel wird allzu sehr von der Umgebung direct beeinflusst, um dazu geeignet zu sein (vgl. oben pag. 125 ff.). Es könnte dabei auch nicht vermieden werden, dass einerseits morphologisch weit verschiedene Formen zusammengeführt werden würden und dass andererseits Formen, welche sowohl systematisch als morphologisch, und zwar in Bezug auf ihre ganze Entwickelungsweise, offenbar nahe mit einander verwandt sind, getrennt werden müssten, wie z. B. Primula-Arten (s. unten pag. 183 f.) und Plantago-Arten. Warming, welcher dem Persistiren der Keimwurzel eine grosse Bedeutung bei einer morphologischen Gruppirung der Perennen beimisst, macht selbst auf das soeben erwähnte Verhältniss aufmerksam (480, pag. 27), wobei er als Beispiele die Plantago-Arten sowie Taraxacum (mit Pfahlwurzel) und Leontodon autumnale L. (das ein Rhizom mit Adventivwurzeln besitzt) anführt. Andererseits ist es unzweifelhaft, dass das Persistiren oder Schwinden der Keimwurzel ein wichtiges Moment bei einer natürlichen morphologischen Gruppirung der Perennen sein muss.

Bevor ich zur Besprechung der Pfahlwurzel bei verschiedenen Arten von Perennen übergehe, will ich die Bemerkung vorausschicken, dass die Pfahlwurzel der krautigen Perennen, ebenso wie die der Biennen, Uebergangsformen zum Ruderattypus zeigen kann. Allerdings hat sie fast immer den für den Pfahlwurzeltypus charakteristischen Zug, dass sie von der Basis nach unten zu schmäler wird, allein es ist gar keine ausnahmslose Regel, dass der Wurzelstamm durch das ganze Wurzelsystem erhalten wird. Auch hier findet man häufig Fälle, wo der Wurzelstamm sich in Zweige spaltet und in diese mehr weniger vollständig aufgeht, wodurch ja das Wurzelsystem sich dem Ruderattypus nähert. Diese Form des Wurzelsystems sah ich öfters, z. B. bei Rasenperennen wie Cerastium-Arten, Sagina nodosa Fenzl, wo auch Adventivwurzeln vorhanden sind (wie bei den Rasenperennen überhaupt).

Im Uebrigen zeigt natürlich die Pfahlwurzel der mehrjährigen Pflanzen, je nach der Beschaffenheit des oberirdischen Systemes der Pflanze, der grösseren oder geringeren Bedeutung der Wurzel als

Speicherorgan, der Bodenbeschaffenheit u. s. w., einen unendlichen Formenreichthum.

In Bezug auf die Beschaffenheit des Wurzelstammes kann man bei der Hauptwurzel, sie sei nun annuell, bienn oder perenn, zwei Hauptformen, die im engsten Zusammenhange mit dem inneren Bau stehen, unterscheiden. Eine Hauptwurzel kann entweder fleischig oder holzig sein. Die erstere hat vorwiegend parenchymatischen Bau und erheblichere Dicke, letztere ist dünner und stärker verholzt. Es muss hervorgehoben werden, dass, was von der Hauptwurzel gesagt wurde, keineswegs nur von ihr gilt; auch die Adventivwurzeln können gleichwie die Hauptwurzeln fleischig[1]) oder holzig genannt werden, je nachdem die parenchymatischen oder die verholzten Elemente der Wurzel ihr Gepräge aufdrücken; und immer sind die Wurzeln der ersteren Art mehr weniger dick, die letzteren dünn. So sind z. B. die Wurzeln vom Saprophyttypus fleischig, die Adventivwurzeln der Xerophyten hingegen gewöhnlich holzig. Bei den Adventivwurzeln werden aber die Unterschiede nicht so scharf ausgeprägt wie bei den Hauptwurzeln, was ja nicht befremdend ist, da ja die secundären Veränderungen bei jenen nicht so gross sind; eine grosse Anzahl — die Mehrzahl — der Adventivwurzeln kann eigentlich weder zur einen, noch zur anderen Kategorie geführt werden.

Was dagegen die Hauptwurzeln betrifft, so zeigt, wie schon angedeutet wurde, die Hauptwurzel der Annuellen fast immer den holzigen Typus; bei den Biennen ist sie (vgl. pag. 170f.) in dieser Hinsicht schwankend und oft intermediär, bald fast holzig, bald exquisit fleischig.

Es wurde erwähnt, dass die Adventivwurzeln der Xerophyten gewöhnlich holzig sind; dies ist dagegen durchaus nicht mit der Hauptwurzel perennirender Xerophyten der Fall (bei den annuellen Xerophyten ist sie ausgeprägt holzig); Pulsatilla pratensis Mill. z. B. hat eine ausgeprägt fleischige Pfahlwurzel. Andere Beispiele von Perennen mit fleischiger Pfahlwurzel sind Eryngium maritimum L., Stenhammaria maritima Reich., Plantago maritima L. u. a. Eine holzige Pfahlwurzel besitzt dagegen z. B. Plantago lanceolata L. — Ich will in diesem Zusammenhange nicht auf die hierbei einwirkenden causalen Momente eingehen; eine bessere Gelegenheit dazu wird sich bei der künftigen

1) Als eine „Varietät“ von der fleischigen Wurzel kann man die schwammige Wurzel der Hydrophyten bezeichnen, wo das stark entwickelte Parenchym durch einen Desorganisationsprocess lacunös wird.

Behandlung der anatomischen Structur der betreffenden Wurzelformen darbieten.

Was den Einfluss der Bodenbeschaffenheit auf die Ausbildung einer Pfahlwurzel überhaupt bei den Perennen betrifft, so muss zuerst bemerkt werden, dass natürlich auch hier ein grösserer Wassergehalt des Bodens die Bildung von Adventivwurzeln anstatt einer persistirenden Hauptwurzel constant veranlasst.

Auch dürfte man in grösster Allgemeinheit behaupten können, dass ein höherer Grad von Trockenheit des Bodens auch hier die Entstehung einer Pfahlwurzel begünstigt. Doch gestalten sich die Verhältnisse hier weit complicirter als bei Annuellen und Biennen, indem man bei den krautigen Perennen auch mit dem so vielgestaltigen und ebenfalls von den Bodenverhältnissen beeinflussten unterirdischen Stamme zu rechnen hat. Denn offenbar steht die Ausbildung der Keimwurzel zu einer persistirenden Pfahlwurzel, wie auch ihr Schwinden und Ersetztwerden durch Adventivwurzeln bei einer perennen Pflanze im engsten Zusammenhange mit ihrem ganzen Entwickelungslauf.

Es dürfte keinem Zweifel unterliegen, dass die Ausbildung des Wurzelsystemes einer keimenden Pflanze in derselben Weise, wie sie von anderen Verhältnissen, wie der Reservenahrung des Samens und der Beschaffenheit des oberirdischen Theiles der Keimpflanze, abhängig ist, auch in einem gesetzmässigen Zusammenhange mit der ganzen Beschaffenheit des definitiven Pflanzenkörpers und besonders des definitiven Wurzelsystemes steht. Es ist mir nicht möglich, in diesem Zusammenhange auf diese schwierigen und überaus wechselnden Verhältnisse einzugehen; ich hoffe jedoch künftig Gelegenheit zu finden, einzelne diesbezügliche Beobachtungen zu erweitern und zu vervollständigen.

Indessen dürfte es angemessen sein, über einige biologische Hauptgruppen von krautigen Perennen mit besonderer Rücksicht auf verschiedene Fälle von der Ausbildung der Keimwurzel zu einer persistirenden Pfahlwurzel einen kurzen Ueberblick zu nehmen. Hinsichtlich der Perennirungstypen schliesse ich mich der Uebersicht an, die auf diesem Gebiete ven A r e s c h o u g (2) und Hj. N i l s s o n (310) gegeben worden ist.

Noch eine allgemeine Bemerkung bezüglich der Pfahlwurzel der perennen Gewächse muss ich indessen machen. Die Ausbildung und Dauerhaftigkeit der Pfahlwurzel steht offenbar im engsten Zusammenhange mit entsprechenden Eigenschaften beim Stamme. Für die Aus-

bildung einer kräftigen Pfahlwurzel mit den tiefgreifenden anatomischen Umwandlungsprocessen, die damit verbunden sind, wird ja ein grosses Quantum Assimilationsmaterial, viel Energie der Pflanze verbraucht; von vornherein steht es deshalb zu erwarten, dass eine solche Wurzel nicht zur Entwickelung gelangt, wenn die obwaltenden Verhältnisse bewirken, dass sie in kurzer Zeit überflüssig wird oder sogar abstirbt.

Das erstere ist offenbar der Fall theils bei Pflanzen mit verlängerten Stamminternodien, falls diese mehr weniger horizontal sind und Adventivwurzeln bilden, welche genügend zahlreich und kräftig sind, um die Function der Hauptwurzel übernehmen zu können, theils bei solchen, wo die Rolle der Hauptwurzel als Haft- und Speicherorgan von einem unterirdischen Stamme übernommen wird.

Das letztere ist hingegen der Fall theils bei den Hydrophyten (vgl. oben pag. 125), theils bei manchen anderen Pflanzen, wo ein bald eintretendes successive verlaufendes Absterben der älteren Partien stattfindet, ein Process, der die verschiedensten Formen annehmen kann und sich in dem extremsten Falle als ein Absterben der ganzen Pflanze mit Ausnahme von einer Knospe, in anderen Fällen aber als ein Aufheben der Continuität zwischen den älteren Stammpartien und den jüngeren abspielt.

Es zeigt sich auch in der That, dass dieser Vorgang — der ja in seinem Wesen nur eine der wechselnden Aeusserungen der Begrenzung der Lebenskraft ist — ebenso wie die erstgenannten Fälle (und Combinationen von diesen Einwirkungen erblicken wir auch) eine stufenweise stattfindende Reduction der Ausbildung und Lebensdauer der Pfahlwurzel hervorruft. Specielle Beispiele werden sich im Folgenden darbieten.

D. Die Pfahlwurzel bei den verschiedenen Perennirungstypen.

Bei der Gruppe unter den mehrjährigen Pflanzen, welche Areschoug Rasenperennen nennt (2, pag. 5), bildet sich bei der Keimung eine oberirdische Achse, welche persistirt und die floralen, nach dem Blühen absterbenden Achsen erzeugt. Blätter und Zweige sind dicht zusammengedrängt, daher der Name. Die Rasenperennen schliessen sich also in ihrer Entwickelungsweise den Annuellen und zwar besonders den herbstkeimenden nahe an (2, pag. 5, 14; 480, pag. 13, 15). Dies ist auch in Bezug auf das Wurzelsystem der Fall, indem sich die Keimwurzel gewöhnlich zu einer bleibenden Hauptwurzel entwickelt.

Es ist jedoch hierbei zu bemerken, dass bei Formen, welche lange, kriechende, wurzelnde Ausläufer entwickeln, wie Saxifraga oppositifolia L. und viele andere, die an den Ausläufern gebildeten Adventivwurzeln natürlich eine Herabsetzung der Bedeutung und Ausbildung der Hauptwurzel herbeiführen.

Auch die adventiven Wurzeln, welche an den vom Stamme ausgehenden neuen Sprossen angelegt werden, scheinen bei Formen mit mehr gedrängtem Wuchs, so viel meine allerdings allzu spärlichen Beobachtungen bezeugen, im Allgemeinen Hauptwurzeltypus zu besitzen. [1]) Die functionelle Hauptwurzel der Rasenperennen, ob primär oder secundär, kann allerdings oft von der Basis gespalten werden und sich bald in grobe Zweige auflösen, wodurch sie nicht selten an den Datiscatypus erinnert (pag. 136); allein der bei ihrem Wurzelsysteme gewöhnlich scharf ausgeprägte Unterschied [2]) zwischen den äusserst feinen absorbirenden Nebenzweigen und den gröberen haftenden Wurzeln ist charakteristisch und hat seine biologische Bedeutung.

Dass ein Wurzelsystem, wo die haftenden Organe von einer oder wenigen Hauptwurzeln repräsentirt werden, für manche Rasenperennen das vortheilhafteste sein kann, begreift man leicht bei Betrachtung ihrer Wuchsform. Saxifraga- und Sempervivum-Arten z. B., welche hoch oben an Felsen wachsen, heftigen Winden ausgesetzt, in engen Ritzen, wo das Wurzelsystem wenig Gelegenheit hat, sich nach den Seiten zu entwickeln, können eine oder wenige kräftige Wurzeln, welche ihnen eine willkommene Befestigung geben, von nöthen haben. Man sieht auch zuweilen eine solche Hauptwurzel von z. B. Saxifraga Cotyledon L. die Felsenritze, wo die Pflanze sich festgesetzt hat, völlig ausfüllen und bis zu ihrem Grund eindringen.

Die Hauptwurzel der alpinen Rasenperennen erreicht bisweilen eine kolossale Entwickelung; sie gibt Seignette an (413, pag. 563), dass er bei Silene acaulis L., wo der oberirdische Stamm bekanntlich niedrig und kriechend ist, Wurzeln von beinahe 3 m Länge gefunden hat.

Innerhalb der Gruppe, welche Areschoug (2, pag. 8) im Anschluss an Hj. Nilsson (310, pag. 37, 92, 100) Stengelbasis-

1) Ueber den von Koch bei gewissen Sedum-Arten beschriebenen Dimorphismus der Wurzeln vgl. 216.

2) Der auch im inneren Bau ausgeprägt ist, wie wir in einem anderen Zusammenhange sehen werden.

perennen oder Pseudorhizompflanzen nennt, waltet ein unerhörter Formenreichthum sowohl im Stamm- als im Wurzelsysteme. Um die Organisation auch des letzteren völlig zu verstehen, wäre es hier nothwendig, den ganzen Entwickelungsgang zu betrachten und sich nicht auf eine Betrachtung des fertiggestellten Wurzelsystemes der ausgewachsenen Pflanze zu beschränken.

Auch die Stengelbasisperennen bilden ebenso wie die einjährigen Pflanzen bei ihrer Keimung eine verlängerte blättertragende oberirdische Achse.

In den allerdings mehr zu den Ausnahmen gehörigen Fällen [Nilsson (310, pag. 38) führt als Beispiele Phlox paniculata L. und Delphinium formosum Hort. an], wo bei den hieher gehörigen Pflanzen das Blühen schon im Keimungsjahre eintritt, befindet sich die Pflanze überhaupt und auch das Wurzelsystem offenbar in ganz derselben Lage wie bei einjähriger Vegetation.

Tritt wiederum (wie es ja Regel ist) das Blühen nicht im ersten Vegetationsjahre ein, so kann es eintreffen, dass das ganze vegetative System und auch die Keimwurzel während dieses Jahres auf einer niedrigeren Entwickelungsstufe stehen bleibt, allein es scheint doch gewöhnlicher zu sein, dass sowohl das oberirdische System wie das Wurzelsystem während des Keimungsjahres einen höheren Grad von Ausbildung erreicht und an die Stammform, die Annuellen, erinnert (vgl. 310, pag. 37; 2, pag. 8, 14).

Wenn also die Stengelbasisperennen während der ersten Lebensperiode einen Anschluss an die einjährigen Pflanzen zeigen, so schlagen sie bei ihrer späteren Entwickelung ganz andere Bahnen ein. Bei den Annuellen stirbt ja der ganze oberirdische Spross ab, nachdem die Samenreife eingetreten ist, und die Samen allein bleiben zurück, um die neue Generation zu erzeugen. Anders bei den Pseudorhizompflanzen. Der oberirdische Spross stirbt allerdings hier wie dort ab, allein der unterirdische Stammtheil überwintert und an ihm werden Knospen angelegt, die im folgenden Jahre zu neuen Stengeln auswachsen. Diese verhalten sich auf dieselbe Weise, d. h. ihre oberirdischen Theile sterben ab, während die im Boden befindlichen Theile fortleben und sich dem vorjährigen Stamme anschliessen; das im Boden befindliche Stammsystem nimmt in dieser Weise jährlich an Umfang und Stärke zu. Wenn die Stammgrundlage einer Pseudorhizompflanze eine erheblichere Entwickelung erreicht hat, so befindet sich also das Wurzelsystem in Bezug auf die an dasselbe gestellten Ansprüche unter ganz anderen Bedingungen als im ersten oder in

den ersten Vegetationsjahren, als das primäre Wurzelsystem das ganze Haftorgan darstellte. Der unterirdische Stamm bildet offenbar ein Haftorgan, das genügend effektiv sein kann, um eine Reduction der haftenden Wurzeln zu erlauben. Hier wie sonst treten überall, in mannigfachen Formen, die Correlationen zwischen der Ausbildung von Stamm und Wurzeln zu Tage. So z. B. schildert Koch in seiner monographischen Arbeit über die Crassulaceen (216, pag. 6—7), wie bei Sedum Aizoon L. und S. Telephium L. ein entgegengesetztes Verhältniss in Bezug auf die Entwickelung des oberirdischen Stammes und der Wurzeln waltet. Bei Sedum Aizoon ist es der unterirdische Stamm, welcher am meisten entwickelt ist und vorzugsweise die Reservnahrung birgt, bei Sedum Telephium (oder richtiger bei der ganzen Gruppe Telephium) ist dagegen diese Partie wenig entwickelt, während die Wurzeln die Speicherorgane bilden und quantitativ sowie qualitativ überlegen sind. Uebrigens wird bekanntlich (216, pag. 3 ff.; 480, pag. 34, 35, Fig. 3) die Hauptwurzel hier, obschon sie in der Regel zapfenähnlich anschwillt, doch von gleichfalls anschwellenden Adventivwurzeln, welche Knospen an der Stengelbasis angehören, überflügelt.

Ueberhaupt ist, wie Nilsson (310, pag. 101) hervorhebt, die Bildung von Speicherwurzeln bei den Pseudorhizompflanzen eine ziemlich gewöhnliche Erscheinung, die sich dadurch erklärt, dass der perennirende Stammtheil gewöhnlich einen geringen Umfang besitzt. So findet man sie z. B. bei Dahlia variabilis Desf., Salvia patens Benth., Spigelia marylandica L., Asclepias-Arten und vielen anderen, deren unterirdischer Stamm stark reducirt ist (vgl. 310, pag. 93, 116—117, 127).

Auch in einer anderen Weise äussert sich bei einer Mehrzahl Pflanzen von diesem Typus die Neigung, die Function von Perennirungsorgan vom Stamm- auf das Wurzelsystem zu verlegen. Bei den soeben erwähnten Pflanzen gewinnen die Wurzeln auf Kosten des unterirdischen Stammes an Bedeutung als Perennirungsorgane, indem sie als Speicherorgane ausgebildet werden. Bei einer anderen Serie von Pseudorhizompflanzen, welche man (F. W. C. Areschoug, in Vorlesungen) als Wurzelperennen bezeichnen könnte, und zu welchen z. B. Apocynum-Arten, Euphorbia Cyparissias L., Linaria vulgaris Mill., Aristolochia Clematitis L., Convolvulus arvensis L., Chamaenerium angustifolium (L.) Scop. gehören, haben die Wurzeln eine mehr normale Gestaltung, sind lang und schmal; allein hier werden an horizontal kriechenden

Wurzeln Knospen angelegt, welche zu oberirdischen Stengeln auswachsen.[1]) (Siehe 480, pag. 85; 310, pag. 47, 95, 117, 121 ff.)

Bei den jetzt erwähnten Pflanzen fungirt also das adventive Wurzelsystem als ein Centrum für die Regeneration, welche hier stattfindet (vgl. 310, pag. 47, 117 ff.). Bei diesen — den Wurzelwanderern — wie auch bei den Pseudorhizompflanzen, wo der unterirdische Stamm das Centralorgan darstellt, und die in der Weise wandern, dass der horizontale unterirdische Stamm jährlich mit einem effectiven adventiven Wurzelsysteme versehen wird, wird die Bedeutung der Hauptwurzel, wie schon hervorgehoben, mit der vorschreitenden Entwickelung der Pflanze immer geringer, bis sie schliesslich zusammen mit der ältesten Stammpartie abstirbt und verschwindet.

Es gibt aber zahlreiche Pseudorhizompflanzen, bei denen der Entwickelungsgang insofern ein anderer ist, als die Hauptwurzel immer mehr an Stärke gewinnt und (zusammen mit dem mehr aufrechten unterirdischen Stamm) das eigentliche Centralorgan der Pflanze darstellt. Diese Pflanzen werden also im Gegensatz zu den vorhin erwähnten, um den Warming'schen Ausdruck zu benutzen, „stavnsbundne". So z. B. Potentilla argentea L., Agrimonia-Arten (480, pag. 24, 25), Bocconia cordata Willd., Dielytra spectabilis DC. (310, pag. 47, 128) u. a. In Zusammenhang hiemit findet eine Regeneration vom ältesten Stammtheile oder von der Pfahlwurzel statt (310, pag. 47, 128).

Adventive Hauptwurzeln. Es ist nicht die primäre Pfahlwurzel allein, die als ein Centrum für die Regeneration functioniren kann. Abgesehen von den soeben erwähnten Wurzelwanderern, wo Knospen an Nebenwurzeln gebildet werden, finden sich auch Pseudorhizompflanzen, bei denen einzelne Adventivwurzeln erster Ordnung eine kräftigere Ausbildung als die übrigen erlangen und, wenn man so sagen darf, fast die Rolle **secundärer (adventiver) Hauptwurzeln** spielen. Hj. Nilsson gibt an, dass bei Amsonia salicifolia Pursh. diese oder jene Wurzel (offenbar Adventivwurzeln erster Ordnung) stärker entwickelt und verdickt wird, wodurch eine Art Centralisation entsteht, die wiederum eine deutliche Regeneration zur Folge hat (310, pag. 116).

Diese Erscheinung, dass Adventivwurzeln eine Ausbildung erlangen, wodurch sie sich in Function und Bau einer Hauptwurzel nähern, verdient sicher eine grössere Aufmerksamkeit. Die Factoren, welche

1) Diese Erscheinung (Knospenbildung an Wurzeln) ist bekanntlich keineswegs auf die Pseudorhizompflanzen beschränkt (vgl. 478, 20, 21, 497 etc.)

hier wirksam sind, dürften dieselben wie bei der Entstehung der primären Pfahlwurzel sein, und zwar das Bedürfniss von Speicherorganen und von kräftiger Verankerung an gewissen Stellen sowie die erbliche Disposition dazu, Wurzeln vom Hauptwurzeltypus zu bilden.

Was den ersten Factor betrifft, so schliessen sich die „adventiven Hauptwurzeln" den besonders bei Pseudorhizompflanzen (siehe oben pag. 179), aber auch bei Pflanzen von anderem morphologischen Typus vorkommenden Fällen an, wo gewisse Adventivwurzeln zu ausgeprägten Speicherorganen umgebildet werden; doch kommt es mir vor, als wären bei der Entstehung der „adventiven Hauptwurzeln" die beiden letzteren Momente von grösserer Bedeutung.

Dutailly (88, pag. 1217) hat beobachtet, dass bei Campanula Rapunculoides L. an den Schuppen der Stolonen, falls die Schuppe steril bleibt, gewöhnliche verzweigte Wurzeln gebildet werden, aber an den Ausgangsstellen der Lichtsprosse eine spindelförmige Wurzel. Diese letzteren fungiren allerdings als Speicherorgane (310, pag. 178), allein bei einem Vergleich mit den Differenzen in der anatomischen Structur, welche Nilsson (310, pag. 132) bei Campanula Trachelium L. zwischen den entfernteren und den dicht an den Lichtsprossen befindlichen Speicherwurzeln beobachtet hat, dürfte es mehr als eine Vermuthung sein, dass die Ausbildung der oben erwähnten, groben, tiefgehenden Wurzeln bei C. Rapunculoides auch mit dem Bedarf des Lichtsprosses an kräftiger Stütze im Zusammenhang steht. Andererseits äussert sich innerhalb der Gattung Campanula eine unverkennbare Tendenz zur Bildung von Hauptwurzeln[1]) (vgl. 478; 310, pag. 47, 130, 178).

Noch deutlicher tritt die Bedeutung der Haftfunction und der inhärenten Disposition in den Fällen hervor, wo bei einer Pflanze nicht einzelne Adventivwurzeln, sondern sämmtliche Hauptwurzeltypus erhalten. Dieser Fall scheint ziemlich selten zu sein. Er kommt indessen, ausser bei gewissen Rasenperennen (s. oben pag. 177), auch bei z. B. Urtica dioica L. (Fig. 19) vor. Die Adventivwurzeln sind hier grob, werden von der Basis allmählich zugespitzt, tragen vom Wurzelstamme wohl getrennte feine Zweige, in welche jener sich nicht auflöst — also Adventivwurzeln vom Pfahlwurzeltypus. Auch bei den terrestrischen grösseren Epilobien nähern sich die Adventivwurzeln mehr weniger dem Hauptwurzeltypus. Den erwähnten Fällen

1) Es verdient auch angeführt zu werden, dass Seignette (413, pag. 530) beobachtet hat, dass die Reservestoffe vorzugsweise in der Hauptwurzel gespeichert werden.

dürften sich auch verschiedene andere anschliessen; die Erscheinung verdiente zweifelsohne näher untersucht zu werden.

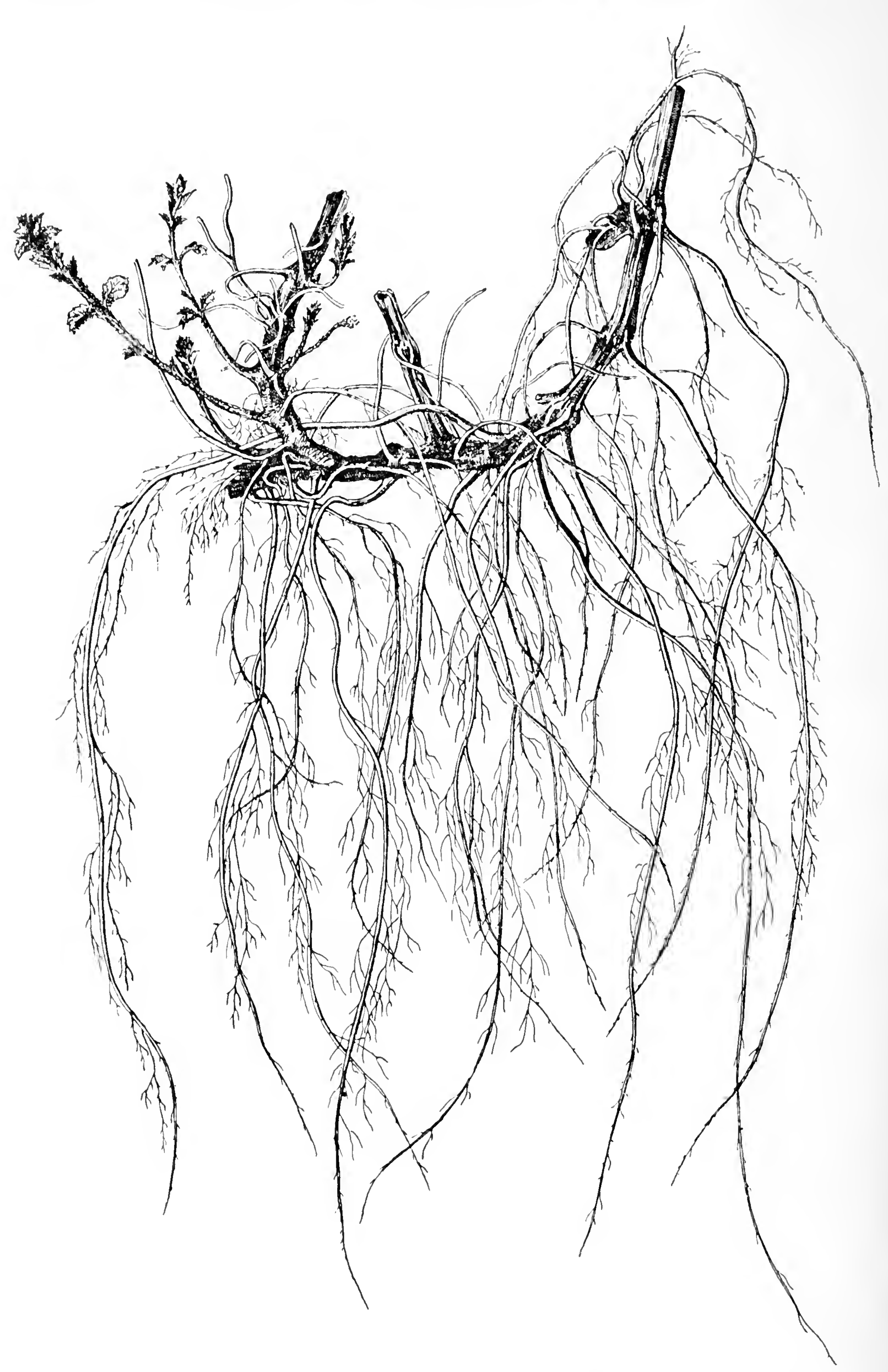


Fig. 19. Urtica dioica L. ca. $^3/_4$ nat. Gr.

Die Rosettenperennen in der Abgrenzung, die Areschoug (2, pag. 9, 10) diesem Typus gibt, sind dadurch ausgezeichnet, dass sie bei der Keimung eine mehr weniger aufrechte, zum grössten Theile unterirdische Hauptachse bilden, welche kurze Internodien besitzt, im ersten Jahre eine Blattrosette entwickelt und (wenigstens in den typischen Fällen) während des ganzen Lebens der Pflanze als Centralorgan functionirt.

Wie Areschoug (2, pag. 11, 12, 14) gezeigt hat, findet sich bezüglich der Keimungsweise und der Ausbildung der Hauptachse oder überhaupt in Bezug auf den Entwickelungsgang des vegetativen Systemes ein continuirlicher Uebergang von den Annuellen durch die Biennen zu den Rosettenperennen. Auch hinsichtlich der Ausbildung des Wurzelsystemes schliessen sich die Rosettenperennen den Biennen unmittelbar an. Bei den letzteren wird ja die Keimwurzel typisch zu einer persistirenden Pfahlwurzel, welche unmittelbar in den Erdstamm übergeht und zusammen mit ihm das Centralorgan der Pflanze bildet, und dies dürfte auch bei den Rosettenperennen der ursprüngliche Entwickelungsgang sein. Es ist auch leicht zu verstehen, dass die aufrechte Lage und zusammengezogene Form des Erdstammes, wodurch eine Wanderung ausgeschlossen wird, die Ausbildung einer persistirenden Pfahlwurzel begünstigt. Eine solche haben unter anderen hieher gehörigen Arten z. B. Taraxacum officinale Web., Hypochaeris maculata L., Armeria elongata Koch, die Statice-Arten u. s. w.

Doch tritt die Pfahlwurzel keineswegs durchgängig innerhalb dieser Gruppe auf. Es sind hier besonders zwei Gattungen, welche interessante Serien von Uebergängen von solchen Fällen, wo die Keimwurzel zu einer persistirenden Pfahlwurzel ausgebildet wird, zu solchen, wo constant Adventivwurzeln ihre Function übernehmen, darbieten. Diese Gattungen sind Primula und Plantago. Bei sämmtlichen unseren Primula-Arten stirbt bekanntlich die Keimwurzel bald ab und wird von Adventivwurzeln ersetzt, allein dies Verhalten ist keineswegs bei dieser Gattung durchgängig der Fall V. Tieghem und Douliot (457), welche die Untersuchungen Kamienski's über die Primulaceen (199) erweitert und auch das Verhalten des Wurzelsystemes für systematische Zwecke verwendet haben, stellen innerhalb der Gruppe I, welche einen normalen Stamm besitzt, drei Sectionen auf, Sinenses, Cortusioides und Officinales. Bei Sinenses, welche die wenigsten sind, persistirt

die Hauptwurzel[1]) und Adventivwurzeln werden nicht gebildet, bei Cortusioides verschwindet die Hauptwurzel und wird von langlebigen Adventivwurzeln, bei denen die Rinde abgeworfen wird und secundäres Wachsthum stattfindet, ersetzt, bei Officinales endlich, der meist umfassenden Gruppe, verschwindet die Hauptwurzel ebenfalls und wird von kurzlebigen, immer in acropetaler Folge entstehenden Adventivwurzeln mit sehr schwachem secundärem Wachsthum und persistirender Rinde ersetzt.

Ich kenne nichts Näheres über die Bedingungen, unter denen die Arten aus der Section Sinenses leben; indessen liegt die Vermuthung nahe, dass sie an trockenerem und steinigerem Boden[2]) vorkommen als die Officinales, welche ja der Wiesen- und Waldvegetation angehören und zuweilen in ihrem Vorkommen und, wie wir in einem anderen Zusammenhange sehen werden, auch in der Wurzelorganisation sich den Sumpfpflanzen nähern.[3]) Sollte diese Vermuthung sich als richtig erweisen, so würden wir zweifelsohne dazu berechtigt sein, den allmählich stattfindenden Schwund der Hauptwurzel mit der Verlegung jener Pflanzen von trockenerem und nährstoffärmerem zu feuchterem und nährstoffreicherem Boden in Zusammenhang zu bringen. Cortusioides würde dann gleichwie in der Structur und Lebenslänge der Adventivwurzeln auch in ihrer damit zusammenhängenden Anpassung ein Bindeglied zwischen Sinenses und Officinales darstellen.

Die Gattung Plantago umfasst ebenfalls sowohl Formen, bei denen die Keimwurzel zu einer persistirenden Pfahlwurzel ausgebildet wird, als solche, wo sie abstirbt und von Adventivwurzeln ersetzt wird. Plantago maritima L. hat, so viel ich habe finden können, constant eine perennirende Pfahlwurzel (die sehr kräftig und tiefgehend wird) und ähnliches scheint auch bei Pl. media L. der Fall zu sein (so geben für beide Arten auch Warming [480, pag. 26] und für Pl. media Nilsson [310, pag. 195] an). Nach dem erstgenannten Verfasser (l. c.) soll Pl. lanceolata L. sich in der nämlichen Weise verhalten. Ich habe indessen zu wiederholten Malen Wurzelsysteme

1) In einer Pfahlwurzel von der hieher gehörigen Primula bracteata Fr. hat V. Tieghem bis zu 25 Jahresringe im Holze rechnen können; die Wurzel war also 25 Jahre alt, da jährlich ein deutlicher Ring gebildet wird (444, pag. 96).

2) Vielleicht Schuttboden?

3) Es verdient vielleicht in diesem Zusammenhange angeführt zu werden, dass bei der bekanntlich feuchtigkeitsliebenden Primula farinosa L. die Internodien des Erdstammes (und folglich auch ihre Wurzeln) sehr kurzlebig sind und meistens nur ein, höchstens zwei Jahre leben (310, pag. 95, 162, 163).

von Pl. lanceolata ausgegraben, bei denen die Pfahlwurzel abgestorben und verschwunden und von zahlreichen kräftigen Adventivwurzeln ersetzt war, und zwar nicht nur an älteren Individuen, wo die Todesursache vielleicht Altersschwäche hätte sein können, sondern auch bei anscheinend jungen Exemplaren (vgl. Fig. 20 A. und B.).

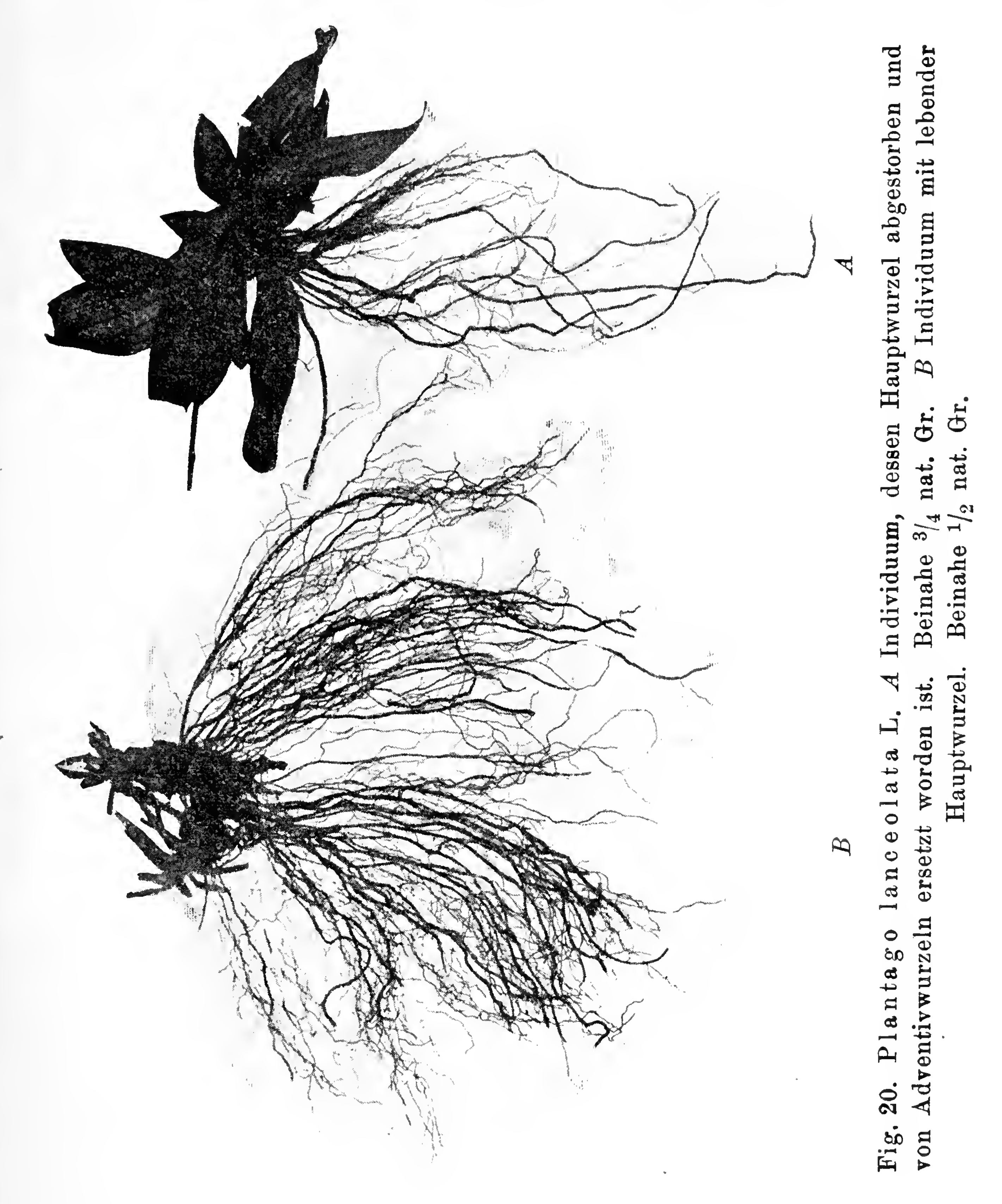


Fig. 20. Plantago lanceolata L. *A* Individuum, dessen Hauptwurzel abgestorben und von Adventivwurzeln ersetzt worden ist. Beinahe $^3/_4$ nat. Gr. *B* Individuum mit lebender Hauptwurzel. Beinahe $^1/_2$ nat. Gr.

Hj. Nilsson scheint ähnliche Beobachtungen gemacht zu haben, denn er sagt (l. c.) von Pl. lanceolata: „hier lebt meistens[1]) die Pfahlwurzel ziemlich lange[1]) fort". Pl. lanceolata bildet also, in Bezug auf das Verhalten der Hauptwurzel, einen Uebergang

1) Gesperrt von mir.

von Pl. maritima und Pl. media, wo sie ein persistirendes Centralorgan ist, zu Pl. major L., wo sie constant verschwindet, um von Adventivwurzeln, welche sogar hier wie bei Primula farinosa nebst den Internodien, von denen sie ausgehen, jährlich absterben (480, pag. 27; 310, pag. 197), ersetzt zu werden. Man kann also sagen, dass in Bezug auf das Wurzelsystem Pl. maritima bis zu einem gewissen Grade eine Analogie zur Gruppe Sinenses, Pl. lanceolata zu Cortusioides und Pl. major zu Officinales darstellen. An die erwähnten Arten schliessen sich zweifelsohne andere, mit ihnen übereinstimmende.

Wir sahen oben (pag. 143 f., 145 ff.), bei der Behandlung der Adventivwurzeln, einige Beispiele von den Formen, welche diese bei den Pflanzen, wo das Centralorgan von einer Stammknolle gebildet wird, annehmen können. Zu diesen Stammknollengewächsen, bei denen das Centralorgan von reiner Stammnatur ist, und die Rolle der Hauptwurzel von Adventivwurzeln übernommen wird, schliesst sich indessen eine andere Gruppe perennirender Pflanzen, wo eine als Centralorgan functionirende Knollenbildung durch Anschwellung des hypocotylen Gliedes und der persistirenden Hauptwurzel zu stande kommt. Hieher gehören z. B. Bryonia alba L. und B. dioica Jacq., Rhynchocarpa africana Aschers., Phyteuma spicatum L., Mirabilis longiflora L. (480, pag. 28; 2, pag. 9.)

Die Rhizomperennen (im Sinne Areschougs [2, pag. 10]) zeichnen sich dadurch aus, dass sie bei der Keimung eine unterirdische Hauptachse bilden, welche das persistirende Centralorgan der Pflanze wird, die aber hier, im Gegensatz zum Verhalten der Rosettenperennen, während des ersten Vegetationsjahres entweder nur Niederblätter oder ganz wenige Laubblätter hervorbringt. Hier wird also die Energie der Pflanze schon von vornherein auf die Bildung des Erdstammes concentrirt. Es ist deshalb nicht befremdend, dass innerhalb dieser Gruppe das Wurzelsystem im Grossen genommen so zu sagen mehr in den Hintergrund tritt und die Ausbildung einer persistirenden Pfahlwurzel seltener ist. In den extremsten Fällen bleibt die Keimwurzel auf einem sehr niedrigen Entwicklungsstadium stehen und verschwindet bald vollständig. Dies ist der Fall z. B. bei Anemone nemorosa L. und A. ranunculoides L. (480, pag. 67, Fig. 13) und wohl überhaupt dort, wo das Rhizom langgestreckt und kriechend wird. In anderen Fällen dagegen, wenn das Rhizom mehr aufrecht und der „Wanderungstrieb“ geringer ist, kann die Keim-

wurzel mehr entwickelt und langlebiger oder sogar zu einer bestehenden Pfahlwurzel werden.

Bei den eigentlichen Brutknospenperennen (310, pag. 41 ff.; 97; 2, pag. 6 ff.), wo an der Basis der Hauptachse ein neues Centralorgan als eine überwinternde Knospe jährlich angelegt wird, während das vorjährige Centralorgan abstirbt, ist ja die Lebenszeit der Keimwurzel eo ipso auf das erste Vegetationsjahr beschränkt und die Bildung einer persistirenden Hauptwurzel ausgeschlossen.

Bei den Pflanzen wiederum, welche Hj. Nilsson allerdings zu derselben Gruppe führt, die aber, wie auch der Verf. (310, pag. 42) bemerkt, sich den Pseudorhizompflanzen nähern, und bei denen die Erdstamminternodien mehrere Jahre persistiren, kann die Keimwurzel auch schwach sein resp. verschwinden, wie bei Scrophularia nodosa L. (vgl. 480, pag. 65, Fig. 12), sie kann aber auch, wie bei den Hypericum-Arten, zu einer persistirenden Pfahlwurzel ausgebildet werden.

Litteraturverzeichniss.

Da eine Zusammenstellung der Litteratur über die Wurzel bis jetzt nicht vorliegt, habe ich in dieses Verzeichniss alle mir bekannten bis Schluss des Jahres 1900 erschienenen Schriften, welche die Biologie, Morphologie und Anatomie der Wurzel behandeln, aufgenommen. Arbeiten rein physiologischen Inhalts sind dagegen im Allgemeinen nicht aufgeführt. Es braucht ja kaum hinzugefügt zu werden, dass dieses Verzeichniss auf Vollständigkeit nicht Anspruch macht. Aber das ist ja auch gegenwärtig nicht zu erreichen.

Arbeiten, die mir nur der Titel nach bekannt sind, sind mit einem * bezeichnet. Einige derselben gehören vielleicht nicht hierher.

Die Namen der periodischen Publicationen sind in derselben Weise verkürzt wie in „Botanischer Jahresbericht". — Ausserdem sind folgende stärkere Verkürzungen benutzt:

Abh. Senck. Ges. = Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft. Frankfurt a. M.
Amer. Nat. = The American Naturalist. Philadelphia.
Ann. B. = Annals of Botany.
Arch. Néerl. = Archives Néerlandaises des sciences exactes et naturelles. Haarlem.
Arch. Pharm. = Archiv der Pharmacie.
Arch. sc. ph. et nat. = Archives des sciences physiques et naturelles. Génève.
Bibl. bot. = Bibliotheca botanica.
Biol. C. = Biologisches Centralblatt.
Bull. S. sc. Nancy = Bulletin de la Société des sciences de Nancy.
J. R. H. S. = Journal of the Royal Horticultural Society.
Landw. Jahrb. = Landwirthschaftliche Jahrbücher.

Mém. cour. et Mém. sav. étr. = Mémoires couronnées et Mémoires des savants étrangers, publiées par l'Académie royale de Belgique.
Mém. S. L. Normandie = Mémoires de la Société Linnéenne de Normandie. Caen.
N. A. Leop.-Car. Ak. = Nova Acta der kais. Leopoldinisch-Carolinischen Akademie der Naturforscher. Halle a. S.
Proc. nat. sc. Ass. St. Isl. = Proceedings of the natural science Association for Staten Islands.
Sc. G. = The Scientific Gossip.
Unters. Tübingen = Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen.
Verh. Ak. Amsterdam = Verhandelingen der koninklijke Akademie van Wetenschappen. Amsterdam.
Versl. Ak. Amsterdam = Verslagen en Mededeelingen der kon. Akademie van Wetenschappen. Amsterdam.

1. Andreae, E., Ueber abnorme Wurzelanschwellungen bei Ailanthus glandulosa. Inaug.-Diss. Erlangen 1894.
2. Areschoug, F. W. C., Beiträge zur Biologie der geophilen Pflanzen. Acta Reg. Soc. Phys. Lund., tom. 6, 1896.
3. Avetta, C., Contribuzione allo studio delle anomalie di struttura nelle radici delle Dicotiledoni. Ann. Ist. Bot. Roma, vol. 3, fasc. 1, 1887.
4. — —, Contribuzione all' anatomia ed istologia della radice e del fusto dell'Antigonon leptopus Hook. Ann. Ist. Bot. Roma, vol. 3, fasc. 2, 1888.
5. — —, Ricerche anatomo-istologiche sul fusto e sulla radice dell' Atraphaxis spinosa L. Ibid.
6. Bailey, Ch., Remarks on the anatomy of the Iris sibirica. Mem. and Proceed. of the Manchester Litt. and Phil. Soc., vol. 9, 1895.
7. Baldini, A., Sopra alcuni produzioni radicali del genere Podocarpus. Mlp. Ann. 1, 1887.
8. Batalin, A., Ueber Cultur von Salzpflanzen ohne Salz. Internat. Congress für Botanik und Gartenbau in St. Petersburg 1884.
9. Beauvisage, G. E. C., Formation de suber péricyclique dans une racine d'Iris germanica B.S.B. Lyon, No. 1, 1887.
10. — —, Sur les fascicules criblés enclavés dans le bois secondaire de la Belladonne. J. de B., tom. 5, 1891.
11. Becker, C., Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Portulacaceen. Inaug.-Diss. Erlangen 1895.
12. Bergendal, D., Bidrag till örtartade Dikotyledoners jämförande anatomi. Lunds Univ. Årsskr., tom. 19, 1883.
13. Berggren, Sven, Ueber Wurzelbildung bei australischen Coniferen. Bot. C., 1887.
14. Berlese, A., L'altération des racines du Mûrier. Revue mycologique, 1891.
*15. Bernácsky, J., Adatok az endotrop Mykorhizak ismeretéhez. Természetrajzi Füzetek, Bd. 22, 1899.
*16. — —, A gombalakta gyökerekröl (Ueber Mycorrhizabildungen). Ibid., Bd. 23, 1900.
17. Berthoumieu, Sur les tuberculoides des Légumineuses. Revue scientifique du Bourbonnais et du Centre de la France, tom. 11, 1898.
18. Bertrand, C.-Eg., Théorie du Faisceau. Bull. scientif. du département du Nord, sér. 2, année 3, 1880.

*19. Bessey, C. E., The big-rooted plants of the Plains. Amer. Nat, vol. 23, 1889.

20. Beyerinck, M. W., Over normale wortelknoppen. Neederlandsch kruidkundig Archief., Ser. 2, Deel 4, 1884.

21. — —, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Ver. Ak. Amsterdam, Deel 25, 1886.

22. Bloch, O., Untersuchungen über die Verzweigung fleischiger Phanerogamenwurzeln. Inaug.-Diss. Berlin 1880.

23. Boirivant, A., Sur le remplacement de la racine principale par une radicelle, chez les Dicotylédones. C. R. Paris, tom. 125, 1897.

24. Bonnier, G., Observations sur les Renonculacées de la Flore de France. Revue générale de Bot., tom. 1, 1889.

25. — —, Observations sur les Berbéridées, Nymphaeacées, Papavéracées et Fumariacées de la Flore de France. Revue générale de Bot., tom. 2, 1890.

26. Boodle, L. A., and Worsdell, W. C., On the comparative Anatomy of the Casuarineae, with speciel reference to the Gnetaceae and Cupuliferae. Ann. of B., vol. 8, 1894.

27. Bouché, Ueber die eigenthümliche Wurzel- und Knospenbildung der Laportea pustulata Wedd. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, 1880.

28. Boullu, Influence des milieux sur quelques plantes aquatiques. B. S. B. Lyon, tom. 9, 1892.

29. Bourquelot, E., et Hérissey, H., Sur la membrane cellulaire de la racine de gentiane. Journal de Pharmacie et de Chimie, tom. 9, 1899.

30. Breithaupt, A. P., The structure of Leptandra. Pharm. Journ., Bd. 69, 1897.

31. Brick, C., Beiträge zur Biologie und vergleichenden Anatomie der baltischen Strandpflanzen. Schriften der naturforsch. Ges. Danzig. N. F. Bd. 7, 1888.

32. Briosi, G., e Tognini, F., Intorno alla anatomia della canapa (Cannabis sativa L.) Parte II. Organi vegetativi. Atti dell' Ist. Bot. dell' Università di Pavia, ser. 2, vol. 5, 1899.

33. Brundin, J. A. Z., Ueber Wurzelsprosse bei Listera cordata. Bot. Ca. Beih., 1897.

34. Briquet, J., Monographie du genre Galeopsis. Mém. cour. et Mém. sav. étr., tom. 52, 1892.

35. Brunotte, C., Sur l'origine de la double coiffe de la racine chez les Tropaeolées. C. R. Paris, tom. 126, 1898.

36. Buchenau, Fr., Ueber die Vegetationsverhältnisse des „Helms“ (Psamm. arenaria Röm. et Sch.) und der verwandten Dünengräser. Abh. d. naturw. Ver. Bremen, Bd. 10, 1889.

37. — —, Ueber den Aufbau des Palmietschilfes (Prionium serratum) aus dem Caplande. Bibl. bot., H. 27, 1893.

38. — —, Monographia Juncacearum. Engl. J., Bd. 12, 1890.

39. Bucherer, E., Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Dioscoraceen. Bibl. bot., H. 16, 1889.

40. Bunting, M., Structure of the cork tissues in roots of some rosaceous genera. Publications of the Univ. of Pennsylvania. New Ser. Nr. 5. Contribut. fr. the Bot. Laboratory, Vol. 2, 1898.

*41. Böhm, J., Ueber Beziehungen zwischen Wurzelentwickelung und Blattgrösse. Tageblatt d. 49. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Hamburg 1876. Beilage.

42. Campbell, A., A morphological study of Naias and Zannichellia. Proceed. of the Californian Acad. of sc., ser. 3 Bot., Vol. 1, 1897.

43. Caspary, R., Bemerkungen über die Schutzscheide und die Bildung des Stammes und der Wurzel. Pr. J., Bd. 4, 1865—1866.

44. — —, Eine Wruke (Brassica Napus L.) mit Laubsprossen auf knolligem Wurzelausschlag. Schriften d. phys.-ökon. Ges. zu Königsberg, Jahrg. 14, 1873.

45. — —, Ueber erbliche Knollen- und Laubsprossenbildung an den Wurzeln der Wruken (Brassica Napus L.). Pr. J., Bd. 12, 1879.

46. Cerulli-Irelli, G., Contribuzione allo studio della struttura delle radici nelle Monocotiledoni. Rend. Lincei, ser. 5, vol. 1, 1892.

47. — — Arbeit mit demselben Titel in Ann. Ist. Bot. Roma, vol. 5, 1894.

48. Chatin, Ad., Anatomie des racines des Orchidées. Mém. de la Soc. imp. des sc. nat. de Cherbourg, tom. 4, 1856.

49. Chauveaud, G. L., Sur le mode de formation des faisceaux libériens de la racine des Cypéracées. B. S. B. France, tom. 42, 1895.

50. — —, Sur la structure de la racine de l'Hydrocharis Morsus Ranae. Révue gén. de Bot., tom. 9, 1897.

51. Choay, E., Recherches anatomiques et physiologiques sur les Dryadées. Paris 1888.

52. Chodat, R., et Lendner, L., Sur les mycorrhizes du Listera cordata. Bull. de l'Herb. Boiss., Ann. 4, 1896.

53. Clements, Fr. E., Contributions to the histogenesis of the Caryophyllales I. Transact. of the Amer. Microscop. Soc., vol. 20, 1899.

54. Clevenger, S. V., The causes of Cypress knees. Amer. Nat., vol. 24, 1890.

55. Clos, D., Des racines caulinaires. Troisième mémoire sur la rhizotaxie. Mém. Acad. Toulouse, sér. 8, tom. 5, 1884.

56. — —, De la partition des axes etc. Mém. Acad. Toulouse, sér. 8, tom. 7, 1885.

57. — —, Du nanisme dans le règne végétal. Mém. Acad. Toulouse, sér. 9, tom. 1, 1889.

58. Clothier, G. L., Root propagation of Ipomaea leptophylla. Bot. G., vol. 25, 1898.

59. Colozza, A., Contributo all' anatomia delle Alstroemerieae. Mlp., vol. 12, 1898.

60. Cornu, M., Explication mécanique de quelques particularités relatives à l'accroissement des radicelles des plantes. B. S. B. France, tom. 28, 1881.

61. Costantin, J., Influence du milieu sur la structure anatomique de la racine. B. S. B. France, tom. 30, 1883.

62. — — Recherches sur l'influence qu'exerce le milieu sur la structure des racines. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 1, 1885.

63. Courchet, M., Étude anatomique sur les Ombellifères et sur les principales anomalies de structure que présentent leurs organes végétatifs. Ann. sc. nat. Sér. 6, Bot., tom. 17, 1884.

64. Dammer, U., Beiträge zur Kenntniss der vegetativen Organe von Limnobium stoloniferum etc. Inaug.-Diss. Freiburg 1888.

65. Dangeard, P. A. C., Nouvelles observations sur les Pinguicula. B. S. B. France, tom. 35, 1888.

66. Daniel, L., Sur les racines napiformes transitoires des Monocotylédones. Revue gén. de Bot., tom. 3, 1891.
67. Danielli, J., Studi sull' Agave americana. N. G. B. I., vol. 17, 1885.
68. Dannemann, J. Fr., Beiträge zur Kenntniss der Anatomie und Entwickelung der Mesembryanthema. Inaug.-Diss. Halle 1883.
69. Dassonville, Ch., Action des sels sur la forme et la structure des végétaux. Revue générale de Bot. tom. 8, 1896.
70. — —, Action des sels mineraux sur la forme et la structure du Lupin. C. R. Paris, tom. 125, 1897.
71. — —, Influence des sels mineraux sur la forme et la structure des végétaux. Revue générale de Bot., tom. 10, 1898.
72. De Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen u. Farne. Handb. d. physiol. Bot. v. W. Hofmeister, Bd. 3. Leipzig 1877.
73. Déhérain, P.-P., Sur l'inégale résistance à la sécheresse de quelques plantes de la grande culture. C. R. Paris, tom. 117, 1893.
74. Detmer, W., Ueber den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Wurzelentwickelung. Landwirthsch. Versuchsstat., Bd. 15, 1872.
75. Devaux, H., Croissance des poils radicaux. B. S. B. France, tom. 38, 1891.
76. — —, Accroissement tangentiel du péricycle. C. R. Paris, tom. 128, 1899.
77. Dietz, A. v., Beiträge zur Kenntniss der Substratrichtung der Pflanzen. Unters. Tübingen, Bd. 2, 1888.
78. Doassans, M. E., Recherches sur la structure de Thalictrum macrocarpum. Thèse. Paris 1881.
79. Dodel, A., Der Uebergang des Dicotyledonenstengels in die Pfahlwurzel. Pr. J., Bd. 8, 1872.
80. Drobnig, M., Beiträge zur Kenntniss der Wurzelknollen. Inaug.-Diss. Rostock 1892.
81. Droysen, K., Beitrag zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Zuckerrübe. Inaug.-Diss. Halle 1877.
82. Drude, O., Die Biologie von Monotropa Hypopitys L. und Neottia Nidus avis L. Gekrönte Preisschrift. Göttingen 1873.
83. Duchartre, P., Développement et structure des Bégonias tubéreux à l'état jeune. C. R. Paris, tom. 97, 1883.
84. Dutailly, G., Sur la structure des racines tubéreuses des Cucurbitacées. B. S. L. Paris, Nr. 11, 1875.
85. — —, Observations sur le Menyanthes et l'Hydrocleis. B. S. L. Paris, Nr. 21, 1878.
86. — —, Sur quelques phénomènes déterminés par l'apparition tardive d'éléments nouveaux dans les tiges et les racines des Phanérogames. Thèse. Bordeaux 1879.
87. — —, La torsion dans les racines. B. S. L. Paris, Nr. 125, 1892.
88. — —, Racines et rhizomes tuberculeux. B. S. L. Paris, Nr. 154, 1897.
89. Duval-Jouve, J., Des Salicornia de L'Hérault. B. S. B. France, tom. 15, 1868.
90. — —, Particularités de Zostera marina et nana. B. S. B. France, tom. 20, 1873.
91. — —, Étude histotaxique des Cyperus de France. Mém. Acad. Montpellier. Section des sciences, tom. 8, 1874.

*92. Eidam, E., Ueber Pilzentwickelung in den Wurzeln der Orchideen. Schles. Ges., Bd. 57, 1879.
*93. Ekkert, J., Ueber Keimung, Bestockung und Bewurzelung der Getreidearten etc. Leipzig 1873.
94. Elfert, W., Morphologie und Anatomie von Limosella aquatica L. Inaug.-Diss. Erlangen 1895.
95. Erikson, J., Om icke geotropiska och negativt geotropiska rötter hos sandväxter. Bot. N., 1894.
96. — —, Studier öfver hydrofila växter. Bot. N., 1895.
97. — —, Studier öfver sandfloran i östra Skåne. Sv. V. Ak. Bih., Bd. 22, Afd. III, No. 3, 1896.
98. — —, Zur Biologie und Morphologie von Ranunculus illyricus. Vorl. Mitth. Bot. C., 1897.
99. Eriksson, J., Om Leguminosernas rotknölar. Akad. Afhandl. Lund 1874.
100. Falkenberg, P., Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotylen. Stuttgart 1876.
101. Figdor, W, Experimentelle und histologische Untersuchungen über die Erscheinung der Verwachsung im Pflanzenreiche. S. Ak. Wien, Bd. 100, Abth. 1, 1891.
102. Flahault, Ch., Sur les rapports de la radicule avec la tigelle dans l'embryon des Phanérogames. B. S. B. France, tom. 24, 1877.
103. Flinck, J. A., Om den anatomiska byggnaden hos de vegetativa organen för upplagsnäring. Akad. Afhandl. Helsingfors 1891.
*104. Francforter, G. B., and Ramaley, F., The root of Phytolacca decandra. Amer. Journ. of Pharmacy, vol. 69, 1897. Ref. Bot. C. Beih., Bd. 7, 1898.
105. Frank, A. B., Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. D. B. G., Bd. 3, 1885.
106. — —, Neue Mittheilungen über die Mycorrhiza der Bäume und der Monotropa Hypopitys. Tageblatt d. 58. Vers. D. Naturforscher u. Aerzte, 1885. Ber. D. B. G., Bd. 3, 1885.
107. — —, Ueber die Mikroorganismen des Erdbodens. Ber. D. B. G., Bd. 4, 1886.
108. — —, Ueber die Quellen der Stickstoffnahrung der Pflanzen. Ibid.
109. — —, Ueber die Wurzelsymbiose der Ericaceen, besprochen von Tschirch. Tagebl. d. 60. Naturforsch.-Vers. zu Wiesbaden 1887.
110. — —, Ueber Ursprung und Schicksal der Salpetersäure in den Pflanzen. Ber. D. B. G., Bd. 5, 1887.
111. — —, Ueber neue Mycorrhiza-Formen. Ibid.
112. — —, Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorrhiza. Ber. D. B. G., Bd. 6, 1888.
113. — —, Ueber die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mycorrhizen begabten Pflanzen, sowie der Leguminosen und Erlen. Ber. D. B. G., Bd. 9, 1891.
114. — —, Die Ernährung der Kiefer durch ihre Mycorrhizapilze. Ber. D. B. G. Bd. 10, 1892.
115. — —, Die Assimilation freien Stickstoffs bei den Pflanzen etc. Landw. Jahrb., Bd. 21, 1892.
116. Franke, M., Beitrag zur Kenntniss der Wurzelverwachsungen. Inaug.-Diss. Breslau 1881.

117. Franke, M., Qualche nuovo caso di fusione delle radici. N. G. B. I., vol. 14, 1882.
118. Fraustadt, A., Anatomie der vegetativen Organe von Dionaea muscipula Ellis. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 2, 1876.
119. Frémont, A., Sur les tubes criblés extra-libériens dans la racine des Oenotheracées. J. de B., Bd. 5, 1891.
120. — —, Note sur les tubes criblés extra-libériens dans la racine de Lythrum. Ibid.
121. Fron, G., Sur la racine des Suaeda et des Salsola. C. R. Paris, tom. 125, 1897.
122. — —, Sur la cause de la structure spiralée des racines de certaines Chenopodiacées. C. R. Paris, tom. 127, 1898.
123. — —, Recherches anatomiques sur la racine et la tige des Chenopodiacées. Ann. sc. nat. Sér. 8, Bot., tom. 9, 1899.
124. Fruwirth, C., Ueber die Ausbildung des Wurzelsystems der Hülsenfrüchte. Forsch. Agr., Bd. 18, 1895.
125. Gaillard, Note sur les deux termes, tige et racine, et sur leur signification anatomique. B. S. B. France, tom. 16, 1869.
126. Gain, E., Influence de l'humidité sur le développement des nodosités des Légumineuses. C. R. Paris, tom. 116, 1893.
127. — —, Rôle physiologique de l'eau dans la végétation. Thèse. Paris 1895.
*128. Garcin, A.-G., Recherches sur les Apocynées. A. S. B. Lyon, tom. 15, 1887.
129. Gaucher, L., La racine des Euphorbes cactiformes. J. de B., vol. 13, 1899.
130. — —, Étude anatomique du genre Euphorbia L. Thèse. Montpellier 1898.
131. Gauchery, P., Recherches sur le nanisme végétal. Ann. sc., sér. 8, Bot. tom. 9, 1899.
132. Gay, J., Exemple de racines déviées et ascendantes pénétrant les tissus d'une ancienne hampe florale. B. S. B. France, tom. 5, 1858.
133. Gérard, R., Recherches sur le passage de la racine à la tige. Ann. sc. nat. Sér. 6, Bot., tom. 11, 1881.
134. — —, Structure de l'axe des Oenanthe et considérations sur leurs formations anomales. C. R. Paris, tom. 97, 1883.
135. Gernet, C.-V., Xylologische Studien. Ueber die Structurverhältnisse des Stengels von Thalictrum flavum L. B. S. N. Mosc., Bd. 24, 1861.
136. Gheorghieff, St., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Chenopodiaceen. Bot. C., Bd. 30, 1887.
137. Gilg, E., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceae. Inaug.-Diss. Berlin 1891. Auch in Engl. J., Bd. 13, 1891.
138. Goebel, K., Ueber Wurzelsprosse von Anthurium longifolium. Bot. Z., 1878.
139. — —, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenk, Handbuch der Botanik, Bd. III, 1. Breslau 1883.
140. — —, Ueber die Luftwurzeln von Sonneratia. Ber. D. B. G., Bd. 6, 1886.
141. — —, Wasserpflanzen. Pflanzenbiolog. Schilder., Th. 2, Lief. 2. Marburg 1893.
142. — —, Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena 1898—1900.
143. Gravis, A., Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de l'Urtica dioica L. Mém. cour. et Mém. sav. étr., tom. 47, 1885.
144. — —, Recherches anatomiques et physiologiques sur le Tradescantia virginica L. Mém. cour. et Mém. sav. étr., tom. 57, 1899.
145. Gregg, Anomalous thickenings in the roots of Cycas Seemanni. Ann. B., vol. 1, 1887.

146. Grignon, É., Étude comparée des caractères anatomiques des Lonicérinées et des Asteroidées. Thèse. Paris 1884.
*147. Griset, H. E., Notes on the modifications of roots. Sc. G., vol. 27, 1895.
148. Grosse, Fr. E., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Onagraceen, einschliesslich besonderer Berücksichtigung der Entwickelung und des anatomischen Baues der Vegetationsorgane von Trapa natans. Inaug.-Diss. Erlangen. Dresden 1899.
149. Grünewald, R., Vergleichende Anatomie der Martyniaceae und Pedaliaceae. Inaug.-Diss. Erlangen 1897.
*150. Guber, C., Études anatomiques, physiologiques et biologiques sur les Cistes de Provence. Annuaire de la Faculté des sc. de Marseille, 1899.
151. Gulybe, Ueber die periodische Thätigkeit des Cambiums in den Wurzeln der Bäume. Ref. von Borodin. Arb. Petersb. naturf. Ges., Bd. 18, 1887.
152. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. Leipzig 1896.
*153. Hackel, E., Die Lebenserscheinungen unserer Gräser. Jahresbericht der niederösterreich. Landesoberrealschule zu St. Pölten 1877.
154. — — Ueber einige Eigenthümlichkeiten der Gräser trockener Klimate. Z.-B. G. Wien, 1890.
155. Hansen, A., Ueber Adventivbildungen. Sitz.-Ber. der physikal.-mediz. Societät zu Erlangen, H. 12, 1880.
156. — — Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. Abh. Senck. Ges., Bd. 12, 1881.
157. Hansteen, B., Om stammens og rodens anatomiske bygning hos Dipsaceerne. Christiania Vidensk.-Selsk. Forhandl., 1893, Nr. 3.
158. Hargitt, C. W., Preliminary notes on Isopyrum biternatum. Bot. G., vol. 15, 1890.
159. Hartwich, Ueber einige bei Aconitum-Knollen beobachtete Abnormitäten. Bot. C., 1897.
160. Heckel, E., Schlagdenhauffen et Moursou, Étude monographique de la famille des Globulariacées. Paris 1894.
161. Heinricher, E., Die grünen Halbschmarotzer. I. Odontites, Euphrasia und Orthanta. Pr. J., Bd. 31, 1898.
162. — —, Die grünen Halbschmarotzer. II. Euphrasia, Alecterolophus und Odontites. Pr. J., Bd. 32, 1899.
163. Hesselmann, H., Om mykorrhizabildningar hos arktiska växter. Sv. V. Ak. Bih., Bd. 26, 1900.
164. Hildebrand, F., Die Lebensverhältnisse der Oxalis-Arten. Ber. D. B. G., Bd. 2, 1884.
165. — —, Ueber die Knollen und Wurzeln der Cyclamen-Arten. Bull. Herb. Boiss., Ann. 5, 1897.
166. Hielscher, Die Anatomie und Biologie der Gattung Streptocarpus. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 3, 1874.
167. Hieronymus, G., Beiträge zur Kenntniss der Centrolepideen. Abh. naturf. Ges. Halle, Bd. 12, 1873.
168. Hill, T. G., Roots of Bignonia. Ann. B., vol. 12, 1898.
169. — —, The structure and development of Triglochin maritima. Ann. B., vol. 14, 1900.
170. Hiltner, Ueber die Ursachen, welche die Grösse, Zahl, Stellung und

Wirkung der Wurzelknöllchen der Leguminosen bedingen. Arbeiten aus der biolog. Abtheil. für Land- u. Forstwirthsch. am kais. Gesundheitsamte, H. 2. Ref. Bot. C., Bd. 85, 1900.

*171. Hitchkock, A. S., Studies on subterranean organs. I. Compositae of the vicinity of Manhattan, Kansas. Transactions of the Acad. of sc. of St. Louis. vol. 9, 1899.

*172. — —, Studies on subterranean organs. II. Some dicotyledonous herbaceous plants of Manhattan, Kansas. Ibid., vol. 10, 1900.

173. Holfert, J., Ueber die primäre Anlage der Wurzeln und ihr Wachsthum. Arch. Pharm., Reihe 3, Bd. 27, 1889.

174. Holm, Th., Podophyllum peltatum. A morphological study. Bot. G., vol. 27, 1899.

175. Holmes, E. M., Alkanet root. Pharmaceutical Journal, ser. 4, No. 1413, 1897. Ref. Bot. C., Beih., Bd. 7, 1898.

176. Horn, E., Beitrag zur Kenntniss der Entwickelungs- und Lebensgeschichte des Plasmakörpers einiger Compositen. Inaug.-Diss. Göttingen 1888.

177. Hovelacque, M., Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées. Paris 1888.

178. Hultberg, J. A., Anatomiska undersökningar öfver Salicornia, företrädesvis Salicornia herbacea L. Lunds Univ. Årsskr., tom. 18, 1883.

179. Hämmerle, J., Zur physiologischen Anatomie von Polygonum cuspidatum Sieb. et Succ. Inaug.-Diss. Göttingen 1898.

180. Höveler, W., Ueber die Verwerthung des Humus bei der Ernährung der chlorophyllführenden Pflanzen. Pr. J., Bd. 24, 1892.

181. Irmisch, Th., Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853.

182. — —, Einige Bemerkungen über Neottia Nidus avis L. und einige andere Orchideen. Abh. naturw. Ver. Bremen, Bd. 5, 1876—1878.

183. Janczewski, É. de, Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 2, 1885.

184. — —, Études morphologiques sur le genre Anemone. Chapitre troisième: La Racine. Revue générale de Bot., tom. 9, 1897.

185. Jeffrey, E. C., The morphology of the central cylinder in the angiosperms. Transact. Canad. Inst., 1900.

*186. Jennings, A. Vaughan and H. Hanna, Corallorrhiza innata R. Br. and its mycorrhiza. Scient. Proceed. of the R. Dublin Soc., vol. 9, 1898.

187. Johow, Fr., Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens. Pr. J., Bd. 16, 1885.

188. — —, Die chlorophyllfreien Humusbewohner nach ihren biologischen und anatomischen Verhältnissen. Pr. J., Bd. 20, 1889.

189. Jost, L., Ein Beitrag zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen. Bot. Z., 1887.

190. — —, Die Erneuerungsweise von Corydalis solida. Bot. Z., 1890.

191. — —, Die Zerklüftung einiger Wurzeln und Rhizome. ibid.

192. Juel, H. O., Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Wurzeln. Sv. V. Ak. Bih., Bd. 9, 1884.

193. Jumelle, H., Étude anatomique du Cissus gongylodes Burch. Revue générale de Bot., tom. 9, 1897.

194. Jäggi, J., Die Wassernuss, Trapa natans, und der Tribulus der Alten. Zürich 1883.
195. Jörgensen, A., Bidrag til Rodens Naturhistorie. I. Om Bromeliaceernes rödder. Bot. T., Raekke 3, Bd. 2, 1878.
196. — —, Bidrag til Rodens Naturhistorie II—VI. Bot. T., Raekke 3, Bd. 3, 1879.
197. — —, Ueber haubenlose Wurzeln. Bot. C., Bd. 2, 1880.
198. — —, Sympodiale Entwickelung der Wurzelaxe. Bot. C. Bd. 3, 1880
199. Kamiensky, Fr., Vergleichende Anatomie der Primulaceen. Abh. naturf. Ges. Halle, Bd. 14, H. 1 u. 2, 1878.
200. — —, Les organes végétatifs de Monotropa Hypopitys. Mém. Soc. sc. nat. Cherbourg, sér. 3, tom. 24, 1882.
201. Kattein, A., Der morphologische Werth des Centralcylinders der Wurzel. Bot. C., Bd. 72, 1897.
*202. Keller, Ida A., Notes on hyacinth roots. Proceed. of the Acad. of nat. sc. of Philadelphia, 1900.
203. Keller, L., Anatomische Studien über die Luftwurzeln einiger Dicotyledonen. Inaug.-Diss. Heidelberg 1889.
204. Keller, R, Biologische Studien. I. Ueber die Anpassungsfähigkeit phanerogamischer Landpflanzen an das Leben im Wasser. Biol. C., Bd. 17, 1897 u. Bd. 18, 1898.
205. Kerr, W. C., Buttressed roots. Proc. nat. sc. Ass. St. Isl., vol. 6, 1897.
206. Kionka, H., Die Wurzelknöllchen der Leguminosen. Biol. C., Bd. 11, 1890.
207. Kirchner, O., Die Wurzelknöllchen der Sojabohne. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 7, 1895.
208. Klebahn, H., Die neuesten Untersuchungen über die Wurzelknöllchen. Humboldt, Jahrg. 8, 1890.
209. Klein, J., Pinguicula alpina. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. 3, H. 2, 1880.
210. Klein, J., und Szabó, T., Zur Kenntniss der Wurzeln von Aesculus Hippocastanum L. Flora, Bd. 38, 1881.
211. Klinge, J., Vergleichend-histiologische Untersuchung der Gramineen- und Cyperaceenwurzeln, insbesondere der Wurzelleitbündel. Mém. Acad. St. Pét., sér. 7, tom. 26, 1879.
212. Kny, L., Botanische Wandtafeln mit erläuterndem Text. Abth. 2, Taf. 11 bis 20. Berlin 1876.
213. — —, Ueber den Ort der Nährstoffaufnahme durch die Wurzel. Ber. D. B. G., Bd. 16, 1898.
214. Koch, L., Untersuchungen über die Entwickelung der Cuscuteen. Hanstein's Botanische Abhandlungen, Bd. 2, H. 3, 1874.
215. — —, Zur Entwickelungsgeschichte der Cuscuteen. Verhandl. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. N. Folge, Bd. 1, H. 1, 1874.
216. — —, Untersuchungen über d. Entwickelung d. Crassulaceen. Heidelberg 1879.
217. — —, Die Klee- und Flachsseide (Cuscuta Epithymum und Epilinum). Heidelberg 1880.
218. — —, Ueber die directe Ausnützung vegetabilischer Reste durch bestimmte chlorophyllhaltige Pflanzen. Ber. D. B. G., Bd. 5, 1887.
219. Koll, O. v., Ueber eine abnorme Wurzelanschwellung bei Cupressus sempervirens. Bot. C., Beih., Bd. 8, 1898.

220. Kosaroff, P., Einfluss verschiedener äusserer Factoren auf die Wasseraufnahme der Pflanzen. Inaug.-Diss. Leipzig 1897.

*221. Kramář, O., Studie o mykorhize u hruštičky okrouhsolisté (Pyrola rotundifolia L.). Abhandl. d. böhm. Akad. in Prag, Jahrg. 8, 1899.

*222. Krassnow, A., Ueber die Wurzelbildung bei der Keimung von Lepidium sativum. L. Arb. Petersb. naturforsch. Ges., Bd. 16, 1885 (Russisch).

223. Kraus, G., Das Wurzelsystem der Runkelrüben. Forsch. Agr., Bd. 11, 1888.

224. — —, Untersuchungen über die Bewurzelung der Culturpflanzen in physiologischer und cultureller Beziehung. Forsch. Agr., Bd. 15, 1892.

225. — —, Forts., Forsch. Agr., Bd. 17, 1894.

226. Krause, H., Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von Lathraea Squamaria L. Inaug.-Diss. Breslau 1879.

227. Kubin, E., Die Entwickelung von Pistia Stratiotes. Mitgetheilt von J. Fr. Müller. Bot. Abhandl., hrsggb. v. J. Hanstein, Bd. 3, H. 4, 1878.

228. Kutsomitopulos, D., Anatomie der Vegetationsorgane von Litorella lacustris L. Inaug.-Diss. Erlangen 1882.

229. Lamborn, The knees of Taxodium distichum. Amer. Nat., vol. 24, 1890.

230. Leclerc du Sablon, Observations anatomiques sur la structure et le développement des suçoirs de Melampyrum pratense L. B. S. B. France, tom. 34, 1887.

231. — —, Sur le développement des suçoirs du Thesium humifusum. Ibid.

232. — —, Sur les suçoirs des Rhinanthacées et des Santalacées. C. R. Paris, tom. 105, 1887.

233. — —, Sur les poils radicaux des Rhinanthacées. B. S. B. France, tom. 35, 1888

234. — —, Sur les tubercules d'Orchidées. C. R. Paris, tom. 125, 1897.

235. Lecoyer, C., Étude morphologique sur les Thalictrum. B. S. B. Belg. tom. 16, 1878.

236. Léger, L.-J., Recherches sur l'appareil végétatif des Papaveracées Juss. (Papaveracées et Fumariacées DC.). Mém. S. L. Normandie, tom. 18, 1895.

237. Leisering, B., Ueber die Entwickelungsgeschichte des interxylären Leptoms bei den Dicotyledonen. Bot. C., Bd. 80, 1899.

238. Leitgeb, H., Ueber kugelförmige Zellverdickungen in der Wurzelhülle einiger Orchideen. S. Ak. Wien, Bd. 49, 1864.

239. — — Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschr. Ak. Wien, Bd. 24, 1865.

240. Lemaire, A., Recherches sur l'origine et le développement des racines latérales chez les Dicotyledones. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 3, 1886.

241. Lenfant, C., Contribution à l'anatomie des Renonculacées. Le genre Delphinium. Arch. Inst. bot. Liège, tom. 1, 1897.

242. Lesage, P., Contributions à la physiologie de la racine. C. R. Paris, tom. 112, 1891.

243. Lewakoffski, N., In betreff des Einflusses des Wassers auf Wurzel und Stamm einiger Gewächse. Gelehrte Schriften d. kais. Universität in Kasan, Nr. 5 u. 6, 1873. (Russisch; ref. in B. S. B. France und Bot. J., 1873.)

244. — —, Ueber den Einfluss des Wassers auf die Entwickelung von einigen Salix-Arten. Beilage zu dem Protocolle der 91. Sitzung der Naturforschergesellschaft an d. Univ. Kasan, 1877. (Russisch; ref. in Bot. J., 1877).

245. Licopoli, G., Sulle radici della Wistaria chinensis. Rendiconti dell' Acad. delle scienze fis. e nat. a Napoli, vol. 21, 1883.

246. Lierau, M., Ueber die Wurzeln der Araceen. Engl. J., Bd. 9, 1887.
247. Lignier, O., Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthacées, Melastomacées et Myrtacées. Thèses. Paris 1887.
248. Linde, O., Beiträge zur Anatomie der Senegawurzel. Inaug.-Diss. Rostock 1886.
249. Lohrer, O., Vergleichende Anatomie der Wurzeln. Inaug.-Diss. Marburg 1886; auch in Wigand's botan. Hefte, H. 2.
250. Lotar, H. A., Essai sur l'anatomie comparée des organes végétatifs et des téguments séminaux des Cucurbitacées. Lille 1881.
251. Lotsy, J. P., The formation of the so-called Cypress-knees on the roots of Taxodium distichum. John Hopkin's Univers., Studies from the biological Laboratory, vol. 5, 1893.
252. Lund,'Samsöe, Notiser fra Universitetets botaniske Have. Vid. Medd., 1883.
253. Lund, S., og Kjaerskou, H., Morfologisk-anatomisk Beskrivelse af Brassica oleracea L., B. campestris L. og B. Napus L. etc. Bot. T., Bd. 15, 1885. Auch sep., Kjöbenhavn 1885.
*254. Mac Dougal, D. T., and Lloyd, Francis E., The roots and mycorrhizas of some of the Monotropaceae. Bull. of the New York Bot. Gard., vol. 1, 1900.
255. Mac Dougal, D. T., On the root-tubercles of Isopyrum. Minnesota Botanical Studies, 1894.
256. — —, The mycorrhiza of Aplectrum. B. Torr. B. C., vol. 25, 1898.
257. Macfarlane, J. M., A mycorrhiza in the roots of the liliaceous genus Philesia. Bot. G., Bd. 25, 1898.
258. Mac Farlane, W. D., Beiträge zur Anatomie und Entwickelung von Zea Mays. Dissert. Göttingen 1900.
259. Magnus, P., Knospenbildung an Wurzeln. Verh. Brand., Bd. 20, 1878.
260. Magnus, G., Beiträge zur Anatomie der Tropaeolaceen. Inaug.-Diss. Heidelberg 1898.
261. Magnus, W., Studien an der endotrophen Mycorrhiza von Neottia Nidus avis L. Pr. J., Bd. 35, 1900.
262. Mangin, L., Sur les racines adventives des Monocotylédones. Bull. S. sc. Nancy. Sér. 2, tom. 5, 1880.
263. — —, Origine et insertion des racines adventives et modifications correlatives de la tige des Monocotylédones. Thèse. Paris 1883.
264. Mansion, A., Contribution à l'anatomie des Renonculacées: Le genre Thalictrum. Arch. Inst. bot. Liège, tom. 1, 1897.
265. Marié, P., Recherches sur la structure des Renonculacées. Ann. sc. nat. Sér. 6, Bot., tom. 20, 1884.
266. Marloth, R., Die Naras. Acanthosicyos horrida var. namaquana mihi. Engl. J., Bd. 9, 1888.
267. Martius, Ch., Mémoire sur les racines aërifères ou vessies natatoires du genre Jussiaea. Mém. Acad. Montpellier, tom. 6, 1868.
268. Masclef, A., Sur l'adaption du Pteris aquilina aux sols calcaires. Revue générale de Bot, tom. 4, 1892.
269. Massey, W. F., In regard to Cypress knees. B. Torr. B. C., vol. 15, 1889.
270. Masters, M. T., Notes on root-hairs and root-growth. J. R. H. S., vol. 5, 1880.
271. Maury, P., Études sur l'organisation et la distribution géographique des Plombaginées. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 4, 1886.

*272. Maury, P., Anatomie comparée de quelques espèces caractéristiques du Sahara algérien. Ass. franç. pour l'avanc. sc. Toulouse 1887.
273. Maxwell, F. B., A comparative study of the roots of Ranunculaceae. Bot. G., vol. 17, 1892.
274. Mazel, A., Études d'anatomie comparée sur les organes de végétation dans le genre Carex. Basel 1891.
275. Meehan, T., Cypress knees. B. Torr. B. C., vol. 15, 1889.
276. Mer, É., De l'influence des milieux sur la structure des racines. C. R. Paris, tom. 88, 1879.
277. — —, Recherches expérimentales sur les conditions de développement des poils radicaux. Ibid.
278. — —, Des modifications de structure et de forme qu'éprouvent les racines suivant les milieux où elles végètent. Ass. franç. pour l'avanc. sc., Compte rendu de la 9:e session. Reims 1880. Ref. B. S. B. France, tom. 28, 1881.
279. — —, De la constitution et des fonctions des poils radicaux. Ibid. Ref. Ibid.
280. — —, Nouvelles recherches sur les conditions de dévéloppement des poils radicaux. C. R. Paris, tom. 98, 1889.
281. — —, Reveil et extinction de l'activité cambiale dans les arbres. C. R. Paris, tom. 114, 1892.
282. — —, Des variations qu'éprouve la réserve amylacée des arbres aux diverses époques de l'année. B. S. B. France, tom. 44, 1898.
283. Meyer, A., Beiträge zur Kenntniss pharmaceutisch wichtiger Gewächse: III. Ueber Aconitum Napellus L. und seine wichtigsten nächsten Verwandten. Arch. Pharm., Reihe 3, Bd. 19, 1881.
284. — —, Beiträge etc. IV. Ueber Veratrum album L. und V. nigrum L. Arch. Pharm., Reihe 3, Bd. 20, 1882.
285. — —, Beiträge etc. V. Ueber Gentiana lutea L. und ihre Verwandten. Arch. Pharm., Reihe 3, Bd. 21, 1883.
286. — —, Beiträge etc. IX. Ueber die Bedeutung des eigenthümlichen Baues der Senegawurzel. Arch. Pharm., Reihe 3, Bd. 25, 1887.
287. — —, Ueber die Knollen der einheimischen Orchideen. Arch. Pharm., Reihe 3, Bd. 24, 1886.
288. Meyer, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ranunculaceen. Inaug.-Diss. Marburg 1884; auch in Wigand's Botan. Heft., H. 1, 1885.
289. Mirabella, M. A., Sui laticiferi delle radici aëree di Ficus. Contribuzioni alla Biologia vegetale, vol. 2, 1898.
290. Moebius, M., Die mechan. Scheiden d. Secretbehälter. Pr. J., Bd. 16, 1885.
291. Moeller, H., Beiträge zur Kenntniss der Verzwergung (Nanismus). Landw. Jahrb., Bd. 13, 1884.
292. Mollberg, A, Untersuchungen über die Pilze in den Wurzeln der Orchideen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 17, 1884.
293. Montemartini, L., Contribuzione allo studio del passaggio della radice al fusto. Atti dell' Ist. Bot. della Univ. di Pavia, ser. 2, vol. 6, 1898.
294. — —, Ancora sul passaggio della radice al fusto. Ibid. 1899.
295. Mori, A., Saggio monografico sulla struttura istologica delle Crassulaceae. N. G. B. I., vol. 11, 1879.
296. Morini, F., Contributo all' anatomia della radice delle Casuarinee. Mem. Ac. Bologna, ser. 5, vol. 6, 1897.

297. Morot, L., Note sur les prétendus faisceaux collatéraux de certaines racines. B. S. B. France, tom. 29, 1882.
298. — —, Observations sur les tubercules des Ophrydées. Ibid.
299. — —, Recherches sur le péricycle ou couche péripherique du cylindre central chez les Phanérogames. Ann. sc. nat. Sér. 6, Bot., tom. 20, 1885.
300. Müller, Fr., Untersuchungen über die Structur einiger Arten von Elatine. Flora, Bd. 60, 1877.
301. Müller, P., Om regnormenes forhold til Rhizomplanterne, isaer i Bögeskove. Overs. danske Vid. S. Forh., 1894.
302. Müller-Thurgau, H., Influence of nitrogen upon root formation. U. S. Department of Agriculture; Experiment Station Record, vol. 8, 1897.
*303. Mycorrhizas of Orchids. Journ. of the New York Bot. Garden, vol. 1, 1900.
304. Möller, Hj., Cladopus Nymanni n. gen. n. sp., eine Podostemacée aus Java. Ann. Buitenzorg, sér. 2, vol. 1, partie 1, 1899.
305. Nabokirch, A., Ueber die Functionen der Luftwurzeln. Bot. C., Bd. 80, 1899.
306. Naegeli, C., Wachsthum des Stammes und der Wurzel bei Gefässpflanzen. Beiträge zur wiss. Botanik, H. 1.
307. Nicolai, Das Wachsthum der Wurzeln. Schriften d. phys.-ökon. Ges. Königsberg, Jahrg. 6, 1865.
308. Nielsen, P., Om Ukrudtsplanten Fölfod (Tussilago). Ugeskrift for Landmaend, Bd. 2, 1877.
309. Nihoul, E., Contribution á l'étude anatomique des Renonculacées. Ranunculus arvensis L. Mém. cour. et Mém. sav. étr., tom. 52, 1891.
310. Nilsson, N. Hj., Dikotyla jordstammar. Ak. Afh. Lunds. Univ. Årsskr., tom. 21, 1885.
311. Nilsson, L. A., Studien über die Xyrideen. Sv. V. Ak. Hdlr., Bd. 24, 1892.
312. Noack, F., Ueber Schleimranken in den Wurzelintercellularen einiger Orchideen. Ber. D. B. G., Bd. 10, 1892.
313. Nobbe, F., Die Züchtung der Landpflanzen im Wasser betreffend. Landwirthsch. Versuchsstat., Bd. 7, 1865.
314. — —, Die Pflanzencultur im Wasser und ihre Bedeutung für die Landwirthschaft. Ibid., Bd. 11, 1869.
315. — — und Hiltner, L., Die endotrophe Mycorrhiza von Podocarpus und ihre physiologische Bedeutung. Die landwirthsch. Versuchsstat., Bd. 51, 1899.
316. Noll, F., Ueber eine neue Eigenschaft des Wurzelsystems. Sitzungsberichte der Niederrhein. Gesellsch. für Natur- u. Heilkunde zu Bonn, 1894; auch in Bot. C., Bd. 60, 1894.
317. Notice sur l'organisation de Montbretia Potsii. Belg. hort., 1882; übers. aus G. Chr., 1880.
318. Nypels, P., Observations anatomiques sur les tubercules d'Apios tuberosa et d'Helianthus tuberosus. B. S. B. Belg., tom. 31, 1892.
319. Oels, W., Vergleichende Anatomie der Droseraceen. Inaug.-Diss. Breslau 1879.
320. Olivier, L., Recherches sur l'appareil tégumentaire des racines. Ann. sc. nat. Sér. 6, Bot., tom. 11, 1881.
321. Oudemans, C., Ueber den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen. Verh. Ak. Amsterdam, Deel 9, 1861.
322. Paratore, E., Sulla presenza d'un fascetto legnoso supranumerario in una radice secondaria di Dolichos melanophtalmus DC. Mlp., vol. 11, 1897.

323. Paratore, E., Ricerche istologiche su itubercoli radicali delle Leguminose. Mlp., vol. 13, 1899.
324. Pax, F., Monographische Uebersicht über die Arten der Gattung Primula. Engl. J., Bd. 10, 1888.
325. — —, Ueber Wurzeln von Anthriscus nitidus mit Adventivknospen. Schles. Ges., Jahresber. 67, 1890.
326. Pearson, H. H. W., Anatomy of the seedlings of Bowenia spectabilis Hook. f. Ann. B., vol. 12, 1898.
327. — —, Apogeotropic roots of Bowenia spectabilis Hook. f. Rep. 68 meet. of the Brit. Assoc. for advanc. of sc., Bristol 1898.
328. Penzig O., Untersuchungen über Drosophyllum lusitanicum. Inaug.-Diss. Breslau 1877.
329. — —, Studi botanici sugli agrumi e sulle piante affini. Annali di Agricoltura, No. 116, 1887.
330. Perrot, E., Anatomie comparée des Gentianées aquatiques (Menyantheae). B. S. B. France, sér. 3, tom. 4, 1897.
331. — —, Anatomie comparée des Gentianacées. Ann. sc. nat. Sér. 8, Bot., tom. 7, 1899.
332. Perseke, K., Ueber die Formveränderungen der Wurzel in Erde und Wasser. Inaug.-Diss. Leipzig 1877.
333. Petersen, O. G., Bemaerkninger om den anatomiske Bygning af Rod og Rodstok hos nogle Monokotyledoner. Auktorref. in: Den botaniske Forenings virksomhed fra Juni 1872 til 1:ste Januar 1874. Bot. T., Bd. 7 (Raekke 2, Bd. 3), 1874.
334. — —, Nogle Undersögelser over Traeernes Rodliv. Overs. danske Vid. S. Forh., 1898.
335. Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Leipzig 1881.
336. Pfitzer, E., Beobachtungen über Bau und Entwickelung der Orchideen. 10. Ueber zwergartige Bulbophyllen. Ber. D. B. G., Bd. 2, 1884.
337. — —, Grundzüge einer vergleich. Morphologie d. Orchideen. Heidelberg 1885.
338. Pilger, R., Vergleichende Anatomie der Gattung Plantago mit Rücksicht auf die Existenzbedingungen. Engl. J., Bd. 25, 1898.
339. Pirotta, R., e Buscalioni, L., Sull' origine degli elementi vascolari nell'apice vegetativo della radice delle Monocotiledoni. Rend. Lincei, vol. 7, 1898.
340. Pistone, A., Di alcune cisti tannifere. N. G. B. I., vol. 2, 1895.
341. Poulsen, V. A., Anatomiske Studier over Eriocaulaceerne. Kiöbenhavn 1888.
342. — —, Om den abnorme Rodbygning hos en Art of Slaegten Myristica. Vid. Medd., 1895.
243. Prantl, K., Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Engl. J., Bd. 9, 1888.
*344. Preston, C. E., Observations on the root system of certain Cactaceae. Bot. G., vol. 30, 1900.
345. Prillieux, E., De la structure anatomique et du mode de végétation du Neottia nidus avis. Ann. sc. nat. Sér. 4, Bot., tom. 5, 1856.
346. — —, Étude sur la nature, l'organisation et la structure des bulbes des Ophrydées. Ann. sc. nat. Sér. 5, Bot., tom. 4, 1865.
347. — —, Apercy général de l'organisation des racines des Orchidées. B. S. B. France. tom. 13, 1866.

348. Prillieux, E., Anatomie comparée de la tigelle et du pivot de la betterave pendant la germination. B. S. B. France, tom. 24, 1877.

349. — —, Sur un détail de structure de l'enveloppe des racines aëriennes des Orchidées. B. S. B. France, tom. 26, 1879.

350. Prollius, F., Ueber Bau und Inhalt der Aloineenblätter, -stämme und -wurzeln. Arch. Pharm., Reihe 3, Bd. 22, 1884.

351. Queva, C., Les bulbilles des Dioscorées. C. R. Paris, tom. 117, 1893.

352. — —, Le tubercule du Tacca pinnatifida Forst. Ass. franç. pour l'avanc. sc. C. R. de la 22 sess. à Besançon 1893. Paris 1894.

353. — —, Anatomie des tubercules des Uvulariées. Ass. franç. pour l'avanc. sc., Congrès de Saint-Etienne, 1897.

354. — —, Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées. Extr. des Mém. de la Soc. des sc. de Lille, 1894.

355. — —, Contributions à l'anatomie des monocotylédonées. I. Les Uvulariées tubéreuses. Travaux et Mém. de l'Univ. de Lille, tom. 7, 1899.

356. Raunkiaer, C., De danske Blomsterplanters Naturhistorie. Förste Bind: Enkimbladede. Kiöbenhavn 1895—1899.

357. Reinhardt, O., Das leitende Gewebe einiger anomal gebauter Monocotylenwurzeln. Pr. J., Bd. 16, 1885.

358. Reinke, J., Untersuchungen über Wachsthumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel. Hanstein's Botan. Abhandl., Bd. 1, 1871.

359. — —, Zur Kenntniss des Rhizoms von Corallorhiza und Epipogum. Flora, Jahrg. 56, 1873.

360. — —, Morphologische Abhandlungen. Leipzig 1873.

361. Resa, Fr., Ueber die Periode der Wurzelbildung. Inaug.-Diss. Bonn 1877.

362. Rimbach, A., Beitrag zur Kenntniss der Schutzscheide. Inaug.-Diss. Jena 1888.

363. — —, Ueber die Ursache der Zellhautwellung in der Endodermis der Wurzeln. Ber. D. B. G., Bd. 11, 1893.

364. — —, Ueber die Ursache der Zellhautwellung in der Exodermis der Wurzeln. Ibid.

365. — — Zur Biologie der Pflanzen mit unterirdischem Spross. Ber. D. B. G., Bd. 13, 1895.

366. — —, Lebensverhältnisse des Allium ursinum. Ber. D. B. G., Bd. 15, 1897.

367. — —, Die contractilen Wurzeln und ihre Thätigkeit. Fünfstück, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, Bd. 2, 1897.

368. — —, Beiträge zur Physiologie der Wurzeln. Ber. D. B. G., Bd. 17, 1899.

*369. Roots of plants. G. Chr., vol. 25, 1886. Auch im Report of New York Agricultural Station, 1886.

370. Rosanoff, S., Ueber den Bau der Schwimmorgane von Desmanthus natans Willd. Bot. Z., Jahrg. 28, 1870.

371. Rosenberg, O., Om den anatomiska byggnaden hos Parnassia palustris. Bot. N., 1896.

372. — —, Die Stärke der Pflanzen im Winter. Vorl. Mitth. Bot. C., Bd. 45—46, 1896.

373. Ross, H., Beiträge zur Anatomie abnormer Monocotylenwurzeln (Musaceae, Bambuseae). Ber. D. B. G., Bd. 1, 1883.

374. — —, Contribuzione alla conoscenza del periderma. Mlp., vol. 3 e 4, 1890.

375. Rowlee, W., The rootsystem of Mikania scandens. Bot. G., vol. 17, 1892.

376. Rüger, G., Beitrag zur Kenntniss der Gattung Carica. Inaug.-Diss. Erlangen 1887.
377. Russow, E., Betrachtungen über das Leitbündel- und Grundgewebe. Dorpat 1875.
378. Saccardo, F., Ricerche sull' anatomia delle Typhaceae. Mlp., Anno 9, 1895.
379. Sachs, J., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Zweite Aufl. Leipzig 1887.
380. Saint-Pierre, Germain de, Recherches sur la nature du faux bulbe des Ophrydées. B. S. B. France, tom. 2, 1855.
381. Sarauw, G. F. L., Rodsymbiose og Mykorrhizer, særlig hos Skovtræerne. Bot. T., Bd. 18, 1896.
382. Sargant, E., A new type of transition from stem to root in the vascular system of seedlings. Ann. B, vol. 14, 1900.
383. Sauvageau, C., Sur la présence de diaphragmes dans les canaux aërifères de la racine. C. R. Paris, tom. 104, 1887.
384. — —, Sur la racine du Najas. J. de B., tom. 3, 1889.
385. — —, Contribution à l'étude du système mécanique dans la racine des plantes aquatiques. Les Potamogeton. Ibid.
386. — —, Contribution à l'étude du système mécanique dans la racine des plantes aquatiques. Les Zostera, Cymodocea et Posidonia. Ibid.
387. Schellenberg, J., Observations sur la végétation de Molinia coerulea. Arch. sc. ph. et nat., 1896.
388. Schenck, H., Ueber Structurveränderung submers vegetirender Landpflanzen. Ber. D. B. G., Bd. 2, 1884.
389. — —, Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1885.
390. — —, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibl. bot. von Uhlworm und Haenlein, H. 1, 1886.
391. — —, Ueber das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Pr. J., Bd. 20, 1889.
392. — —, Ueber die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa und Laguncularia racemosa. Flora, 1889.
393. Schimper, A. W. F., Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Bot. C., Bd. 17, 1884.
394. Schlicht, A., Ueber neue Fälle von Symbiose der Wurzeln mit Pilzen. Ber. D. B. G., Bd. 6, 1888.
395. — —, Beiträge zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorrhizen. Inaug.-Diss. Erlangen 1889.
396. Schmitz, Fr., Ueber die anatomische Structur der perennirenden Convolvulaceenwurzeln. Sitz.-B. naturf. Ges. Halle, 1874.
397. Schneider, A., The morphology of root tubercles of Leguminosae. Amer. Nat., vol. 27, 1893.
398. Scholtz, E., Morphologie der Smilaceen mit besonderer Berücksichtigung ihres Sprosswechsels und der Anatomie der Vegetationsorgane. Programm des Landes-Realgymnasiums zu Stockerau in Niederösterreich, 1888. Ref. in Bot. C., Bd. 38, 1889.
399. Schrenck, H. v., Notes on Limnanthemum lacunosum. B. Torr. B. C., vol. 12, 1885.
400. — —, On the histology of the vegetative organs of Brasenia peltata. B. Torr. B. C., vol. 15, 1888.

401. Schumann, P., Beiträge zur Kenntniss der Variation im anatomischen Bau derselben Pflanzenart. Inaug.-Diss. Heidelberg 1891.

*402. Schumann, K., Ueber die Beziehungen zwischen Lebensweise nnd Bau der Pflanzen, welche trockene Standorte bewohnen. Monatsschrift für Cacteenkunde, Bd. 5, 1895.

*403. Schütze, C., Untersuchungen an Coniferenwurzeln. Osterprogramm des herzogl. Gymnasiums Blankenburg a. H., 1892.

404. Schwartz, F., Die Wurzelhaare der Pflanzen. Unters. Tübingen, Bd. 1, 1885.

405. Schwendener, S., Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig 1874.

406. — —, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abhandl. d. kgl. Ak. d. Wiss. zu Berlin aus dem Jahre 1882, Berlin 1883.

407. Scott, D. H., On some points in the anatomy of Ipomæa purpurea. Ann. B., vol. 5, 1891.

408. — —, Notes on internal phloëm in the Dicotyledons. Report of the 61 Meeting of the British Association for the Advancement of Science. London 1892.

409. — —, On two new instances of spinous roots. Ann. B., vol. 11, 1897.

410. Scott, D. H., and Wager, H., On the floating roots of Sesbania aculeata. Ann. B., vol. 1, 1888.

411. Scott, D. H., and Brebner, G., On internal phloëm in the root and stem of Dicotyledons. Ann B., vol. 5, 1891.

*412. Scott-Elliot, G. F., The influence of soil upon the growth of annuals. G. Chr., 1890.

413. Seignette, A., Recherches sur les tubercules. Revue générale de Bot., tom. 1, 1889.

414. — —, Note sur les tubercules du Spiraea Filipendula et du Veratrum album. B. S. B. France, tom. 36, 1889.

415. Senft, E., Der Erdboden nach Entstehung, Eigenschaften und Verhalten zur Pflanzenwelt. Hannover 1888.

416. Sewell, Roots and their works. G. Chr., vol. 26, 1886.

417. Shibata, K., On the anatomical structure of vegetative organs of Bamboo plants. Bot. M. Tok., vol. 14, 1900.

418. Siedler, P., Ueber den radialen Saftstrom in den Wurzeln. Inaug.-Diss. Rostock 1891. Auch in Cohn's Beitr. z. Biolog. d. Pflanzen, H. 5, 1892.

419. Sokolowa, C., Ueber das Wachsthum der Wurzelhaare und Rhizoiden. B. S. N. Mosc., No. 2, 1897.

420. Solereder, H., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Aristolochiaceen. Engl. J., Bd. 10, 1888.

421. — —, Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.

422. Stahl, E., Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Eine vergleichend-biologische Studie. Pr. J., Bd. 34, 1900.

423. Stroever, V., Ueber die Verbreitung der Wurzelverkürzung. Inaug.-Diss. Jena 1892.

424. Tavernier, Formation des grumeux gypseux autour des radicelles des Orangers et des Grenadiers. B. S. B. France, tom. 37, 1890.

425. Terras, J., The relation between the lenticels and adventitious roots of Solanum Dulcamara. Tr. Edinb., 1900.

426. Thiel, H., Bewurzelung. H. v. Nathusius, Wandtafeln für den naturwiss. Unterricht, Serie 4. 53 Photographien mit Text. 1875.
427. Thomas, W. B., Root-system of Pogonia. Proceedings of the Indiana Academy of Sciences, 1894.
428. Thomé, O. W., Entwickelung der Wurzel des Wasserschierlings. Bot. Z., Jahrg. 23, 1865.
429. Thouvenin, M., Contribution à l'étude des racines de la famille des Composités. Thèse. Nancy 1884.
430 — —, Recherches sur la structure des Saxifragacées. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 12, 1890.
431. Triebel, R., Ueber Oelbehälter in den Wurzeln der Compositen. N. A. Leop.-Car. Ak, Bd. 50, 1885.
432. Trientalis europaea L. (Verf. anonym) G. Chr., Bd. 26, 1886.
433. Tunker, M., und Seelhorst, C. von, Der Einfluss, welchen der Wassergehalt und der Reichthum des Bodens auf die Ausbildung der Wurzeln und der oberirdischen Organe der Haferpflanze ausüben. Journ. f. Landw., 1898.
434. Van Tieghem, Ph., Observations sur la Ficaire. Ann. sc. nat. Sér. 5, Bot, tom. 5, 1866.
435. — — Recherches sur la structure des Aroidees. Ann. sc nat. Sér. 5 Bot., tom. 6. 1866.
436. — —, Recherches sur la symmetrie de structure des plantes vasculaires. Ann. sc. nat. Sér. 5, Bot., tom. 13, 1871.
437. — —, Sur les canaux oléiferes des Composées. B. S. B. France, tom. 18, 1871.
438. — —, Mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes. Ann. sc. nat. Sér. 5, Bot., tom. 16, 1872.
439. — —, Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées. B. S. B. France, tom. 29, 1882.
440. — —, Sur la situation de l'appareil sécréteur dans la racine des Composées. B. S. B. France, tom. 30, 1883.
441. — —, Sur les canaux sécréteurs des Liquidambarées et des Simarubacées. B. S. B. France, tom. 31, 1884.
442. — —, Sur la structure et les affinités des Pittosporées. Ibid.
443. — —, Second mémoire sur les canaux sécréteurs des plantes. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 1, 1885.
444. — —, Structure de la tige des Primevères nouvelles du Jun-Nan. B. S. B. France, tom. 33, 1886.
445. — —, Structure de la racine et disposition des radicelles dans les Centrolépidées, Eriocaulées, Joncées, Mayacées et Xyridées. J. de B., tom. 1, 1887.
446. — —, Recherches sur la disposition des radicelles et des bourgeons dans les racines des Phanérogames. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 5, 1887.
447. — —, Réseau sus-endodermique de la racine des Caprifoliacées. B. S. B. France, tom. 34, 1887.
448. — —, Réseau sus-endodermique de la racine des Crucifères. Ibid.
459. — —, Réseau sus-endodermique de la racine des Rosacées. Ibid.
450. — —, Sur l'exoderme de la racine des Restiacées. Ibid.
451. — —, Sur le second bois primaire de la racine. Ibid.
452. — —, Sur les poils radicaux géminés. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 6 1888.

453. Van Tieghem, Ph., Sur le réseau de soutien de l'écorce de la racine. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 7, 1888.
454. — —, Sur le réseau sus-endodermique de la racine chez les Légumineuses et les Ericacees. B. S. B. France, tom. 35, 1888.
455. — —, Sur les fibres libériennes primaires de la racine des Malvacées. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 7, 1888.
456. — —, Structure de la racine dans les Loranthacées parasites. B. S. B. France, tom. 41, 1894.
457. — — et Douliot, H., Groupement des primevères d'après la structure de leur tige. B. S. B. France, tom. 33, 1886.
458. — —, Origine, structure et nature morphologique des tubercules radicaux des Légumineuses. B. S. B. France, tom. 35, 1888.
459. — —, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. sc. nat. Sér. 7, Bot., tom. 8, 1889.
460. — — et Monal, E., Sur le réseau sous-épidermique de la racine des Géraniacées. B. S. B. France, tom. 35, 1888.
461. — — et Morot, S., Anatomie des Stylidiées. Ann. sc. nat. Sér. 6, Bot., tom. 19, 1884.
462. Vines, J. H., and Green, J. R., The reserve protein of the Asparagus root. Proceed. of the R. Soc. London, vol. 52, 1892.
463. Volkaert, A., Untersuchungen über den Parasitismus der Pedicularis-Arten. Inaug.-Diss. Zürich 1899.
464. Volkens, G., Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen dargestellt. Berlin 1887.
465. Vries, H. de, Over de contractie van Wortels. Versl Ak. Amsterdam, Reeke 2, Deel 15, 1880.
466. — —, Studien over Zuigwortels. Maandblad voor Naturwetenschappen, 1886.
467. Vuillemin, P., Note sur le raccord des systemes sécréteurs. B. S. B. France, tom. 31, 1884.
468. — —, Remarques sur la situation de l'appareil sécréteur des Composées. Ibid.
469. — —, L'exoderme. B. S. B. France, tom. 33, 1886.
470. — —, Les mycorrhizes et les théories nouvelles de la vie complexe en biologie. Revue générale des sciences pures et appliquées, tom. 1, 1890.
471. Waage, Th., Ueber haubenlose Wurzeln der Hippocastaneen und Sapindaceen Ber. D. B. G., Bd. 9, 1891.
472. Waechter, W., Beiträge zur Kenntniss einiger Wasserpflanzen. Flora, Bd. 83, 1897.
473. Wagner, in: Journal f. Landwirthsch., 1870.
474. Wahrlich, W., Beitrag zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze. Bot. Z., Jahrg. 44, 1886.
475. Warming, Eug., Om rödderne hos Neottia Nidus avis L. Vid. Medd., 1874.
476. — —, Smaa biologiske og morfologiske bidrag. Bot. T., Raekke 3, Bd. 1, 1876.
477. — —, Stellungsverhältnisse von Wurzeln. Bot. N., 1876.
478. — —, Smaa biologiske og morfologiske bidrag. Bot. T., Raekke 3, Bd. 2, 1877.
479. — —, Familjen Podostemaceae. D. kgl. Danske Videnskabernes Selskabs

Skrifter. Raekke 6, naturvidenskab. og mathem. Afdel., Bd. 2, 1881, Bd. 4, 1888, Bd. 7, 1891.

480. Warming, Eug., Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. Festskrift i Anledning af Den Naturhistoriske Forenings Bestaaen fra 1833—1883. — — — udgivet — — i 1883. Kjöbenhavn 1890.

481. — —, Botaniske Exkursioner 1. Fra Vesterhavskystens Marskegne. Vid. Medd., 1890.

482. — —, Botaniske Exkursioner 2. De psammofile Formationer i Danmark. Vid. Medd., 1891.

483. — —, Plantesamfund. Grundtraek af den økologiske Plantegeografi. Kjöbenhavn 1895.

484. — — Botaniske Exkursioner 3. Skarridsö. Vid. Medd., 1897.

485. Weiss, J. E, Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln. Flora 1880.

486. Went, F. A., Ueber Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. Ann. Buitenzorg, vol. 12, partie 1, 1894.

487. Westermaier, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Pflanzen. Mon. Berl., 1881.

488. Wieler, A., Nelumbium speciosum. Eine monographische Studie. Bibl. bot., H. 11, 1888.

489. — —, Ueber Anlage und Ausbildung von Libriformfasern in Abhängigkeit von äusseren Verhältnissen. Bot. Z., Jahrg. 47, 1889.

490. — —, Ueber die Periodicität in der Wurzelbildung der Pflanzen. Forstwissenschaftl. Centralbl., Bd. 16, 1894.

491. — —, Die Function der Pneumathoden und des Aërenchyms. Pr. J., Bd. 32, 1898.

492. Wiesner, J., Ueber das Saftperiderm. Oest. B. Z., Bd. 40, 1890.

493. Wilson, W. P., The production of aërating organs on the roots of swamp and other plants. P. Philad., 1889.

494. Wisselingh, C. van, De Kernscheede bij de wortels der Phanerogamen. Versl. Ak. Amsterdam, Reeke 3, Deel 1, 1884.

495. — —, La gaîne du cylindre central dans la racine des Phanérogames. Arch. Néerl., tom. 20, 1885 (Abriss von 494).

496. — —, Sur l'endoderme. Ibid.

497. Wittrock, V. B., Om rotskott hos örtartade växter, med särskild hänsyn till deras olika biologiska betydelse. Bot. N., 1884.

498. — —, Några bidrag till kännedomen om Trapa natans L. Bot. N., 1887.

499. — —, Viola-studier. I. Acta Horti Bergiani, Bd. 2, No. 1, 1897.

500. Worsdell, W. C., Comparative anatomy of Encephalartos. Transact. of the Linn. Soc., Bot., Ser. 2, vol. 5, 1900.

*501. Yokoi, T., On the development of the plumule and radicle of Rice seed with various quantities of water in the germinating medium. Imp. Univ. Tokyo, College of Agriculture, Bulletin, vol. 5, 1898.

502. Zawodny, J., Beitrag zur Kenntniss der Wurzel von Sorghum sacharatum Pers. Zeitschr. f Naturwiss., Bd. 70, 1898.

503. Zipperer, P., Beitrag zur Kenntniss der Sarraceniaceen. Inaug.-Diss. Erlangen 1885.

504. Nobbe, F., und Siegert, T., Pflanzencultur in Lösungen. Landwirthsch. Versuchsstat., Bd. 6, 1864.

505. Romanus, A., Bidrag till kännedomen om de nödvändiga mineralbasernas (Kalk, Kali, Magnesia) funktioner i de högre växterna. Ak. Afh. Acta Reg. Soc. Phys. Lund, tom. 8, 1899.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVI.

Fig. 1. Stellaria media Cyrill. aus lockerer Gartenerde. Beinahe 1/2 nat. Gr.
„ 2. Stellaria media Cyrill. aus zugestampfter Gartenerde. Nat. Gr.
„ 3. Polygonum lapathifolium Ait. Wurzelsystem aus trockenem Boden. ca. 2/3 nat. Gr.
„ 4. Centaurea Cyanus L. aus lehmhaltiger Ackererde. Beinahe 1/4 nat. Gr.
„ 5. Carex arenaria L. Theile des kriechenden Rhizoms mit Haft- und Saugwurzeln, von einem Sandstrande. ca. 2/3 nat. Gr.

Tafel XVII.

Fig. 1. Molinia coerulea Moench. Theil eines Rasens. ca. 3/7 nat. Gr.
„ 2. Festuca ovina L. Theil eines Rasens aus dürrem Sandboden. ca 2/3 nat. Gr.
„ 3. Phleum alpinum L. Aus dürrem Sandboden. ca. 5/6 nat. Gr.
„ 4. Naumburgia thyrsiflora Reich. Basaltheil des Stengels mit Ausläufern. ca. 2/3 nat. Gr.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Nardus stricta L. Theil eines Rasens aus dürrem Sandboden. Beinahe 2/3 nat. Gr.
„ 2. Senecio vulgaris L. Aus Humus. ca. 5/8 nat. Gr. *H* die Hauptwurzel.
„ 3. Juncus squarrosus L. Theil eines Rasens aus einem sandigen Seeufer. ca. 7/10 nat. Gr.
„ 4. Juncus effusus L. Theil des Rhizoms. ca. 1/2 nat. Gr.
„ 5. Gnaphalium uliginosum L. ca. 3/4 nat. Gr. *H* die Hauptwurzel.
„ 6. Lobelia Dortmanna L. Wurzelsystem eines Individuums aus einer See mit sandigem Boden. ca. 3/5 nat. Gr.
„ 7. Drosera spec. ca. 3/4 nat. Gr.

Tafel XIX.

Fig 1. Juncus trifidus L. Der vordere Theil der Sprosskette. Nat. Gr.
„ 2. Luzula pilosa Willd. Theil eines Rasens aus etwas feuchtem Humusboden. Nat. Gr. Die Nebenwurzeln sind in der Wirklichkeit noch ein wenig feiner.

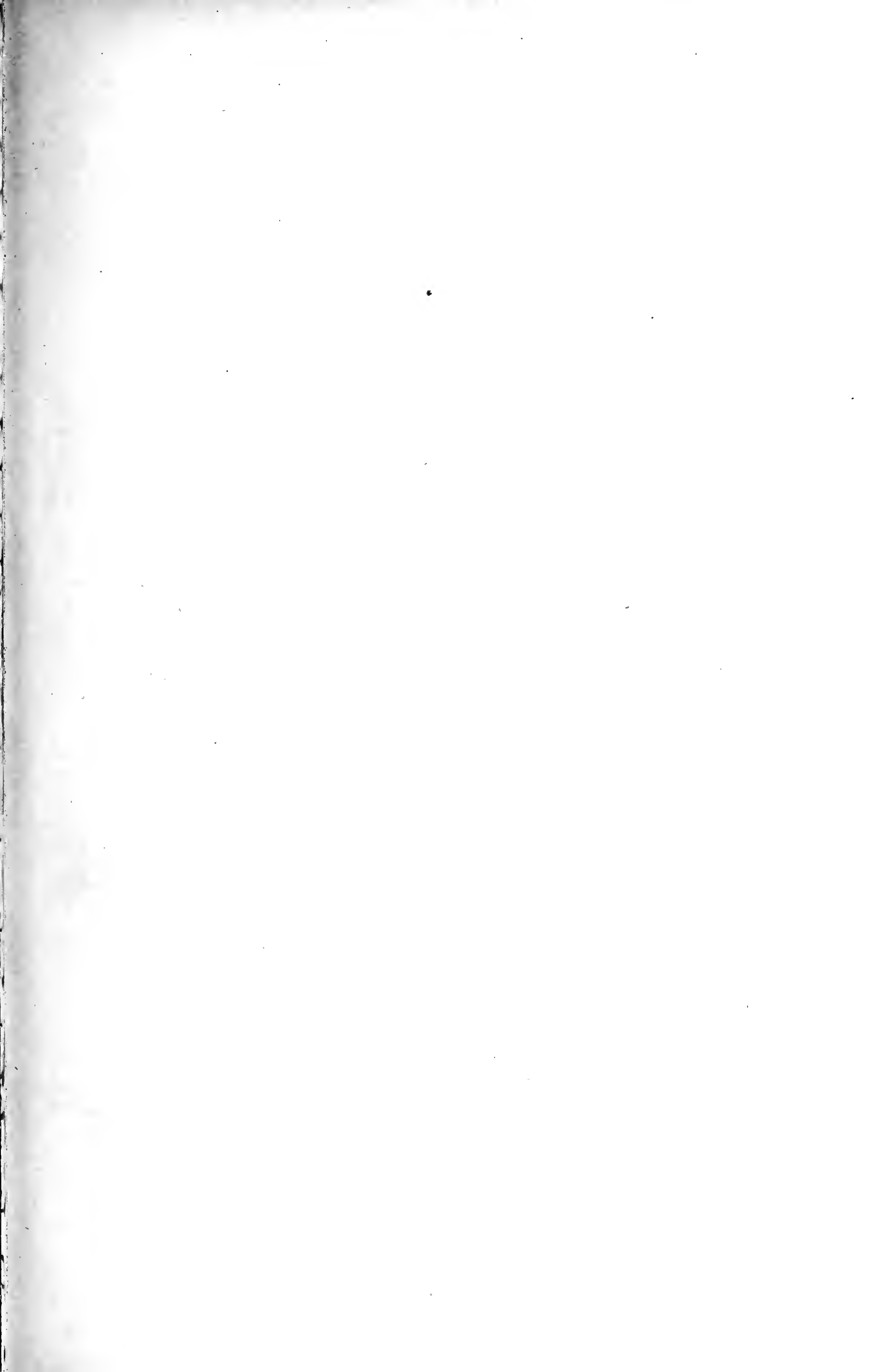


Fig. 3.

Fig. 2.

Fig. 1.

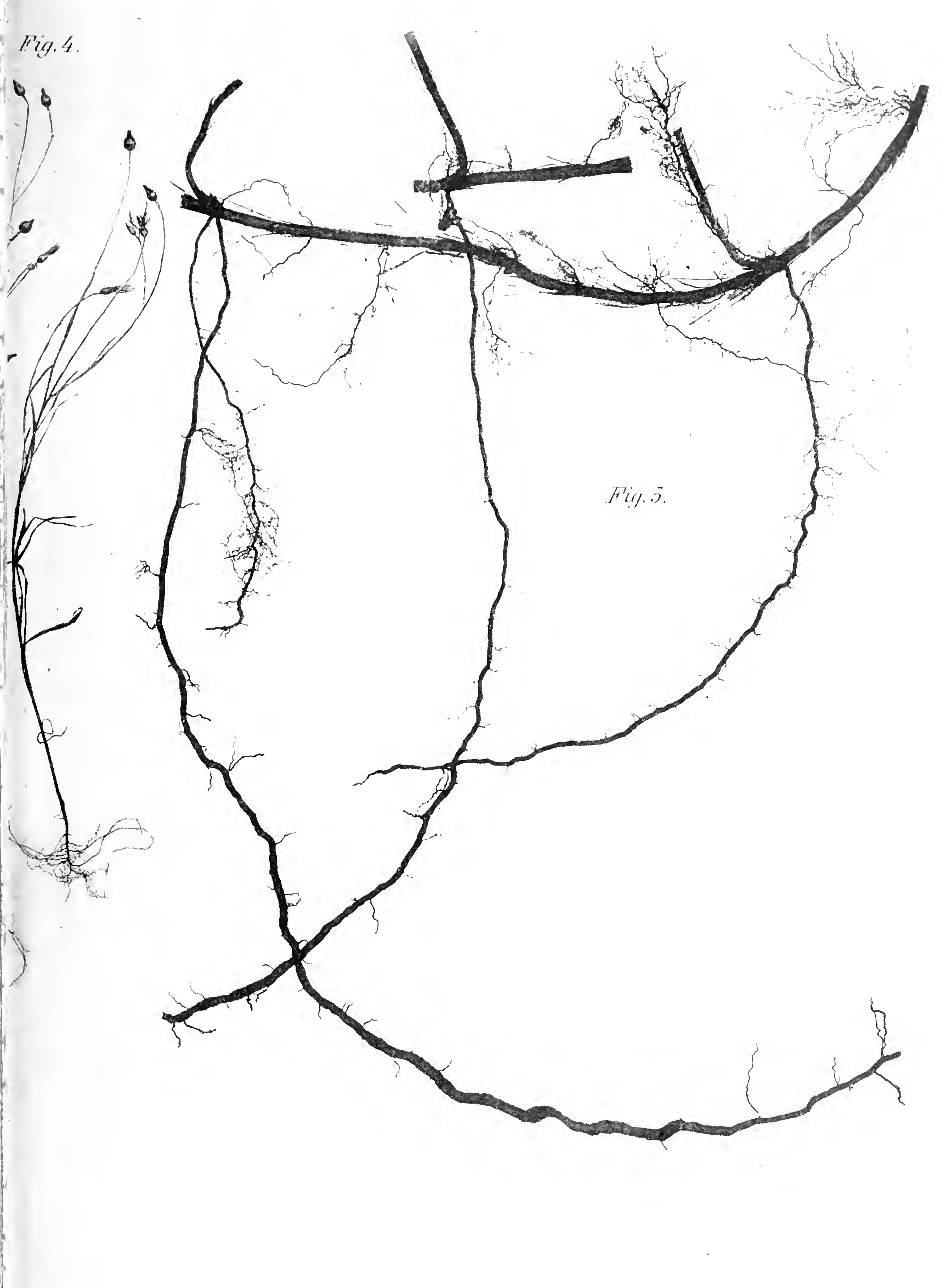
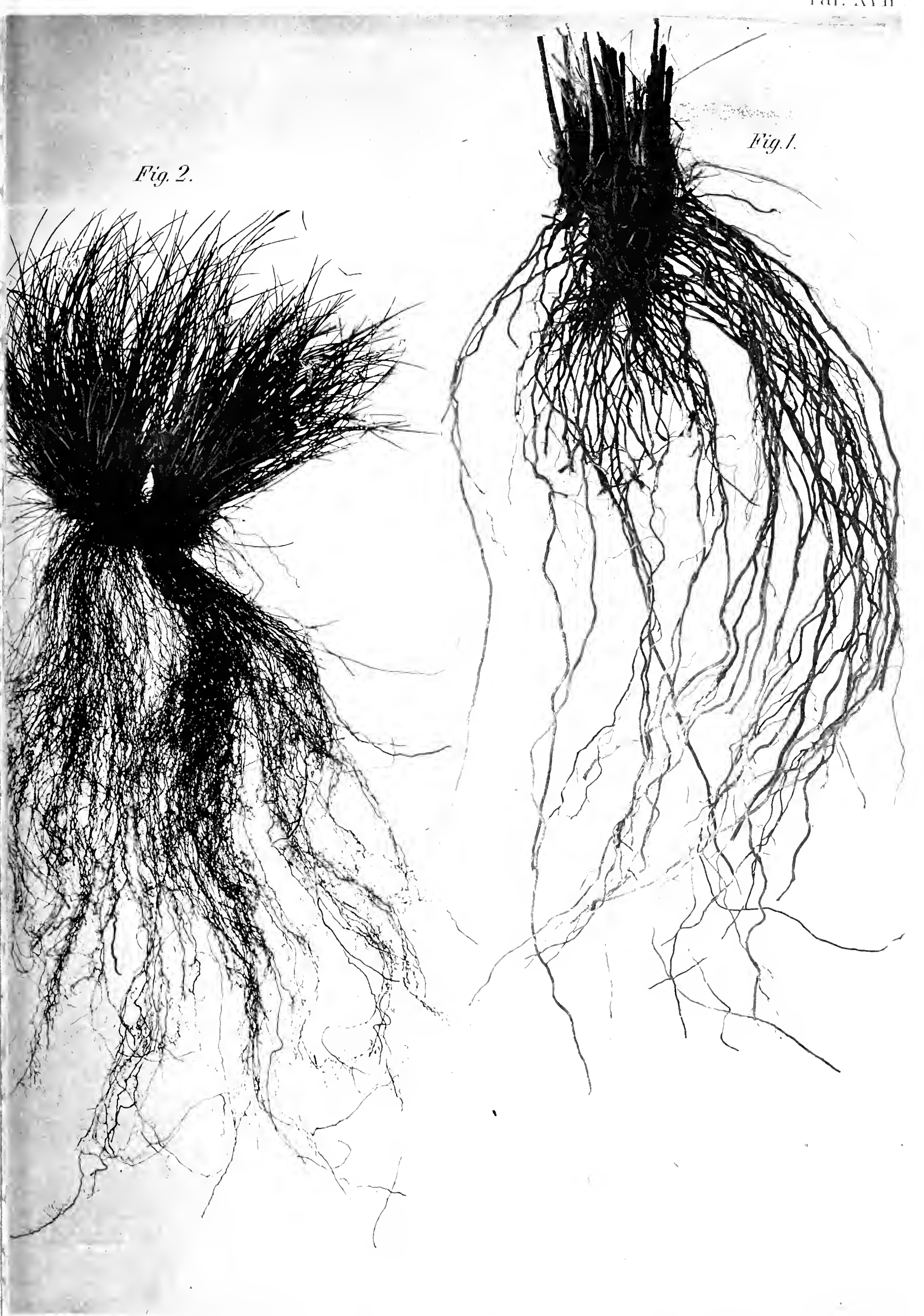
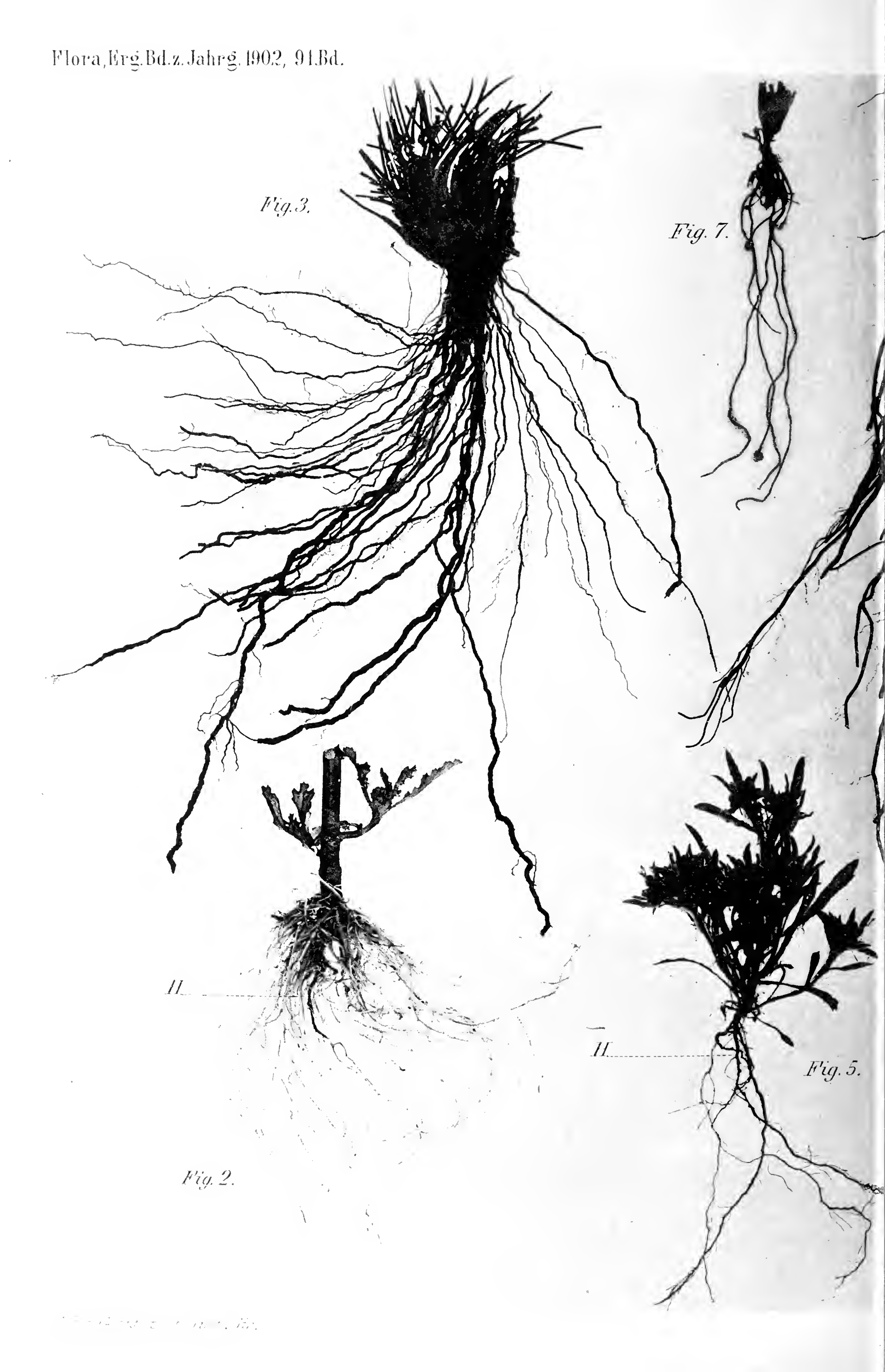

Fig. 4.
Fig. 5.


Fig. 4.
Fig. 3.


Fig. 2.
Fig. 1.




Fig. 3.
Fig. 7.
H.
H.
Fig. 5.
Fig. 2.

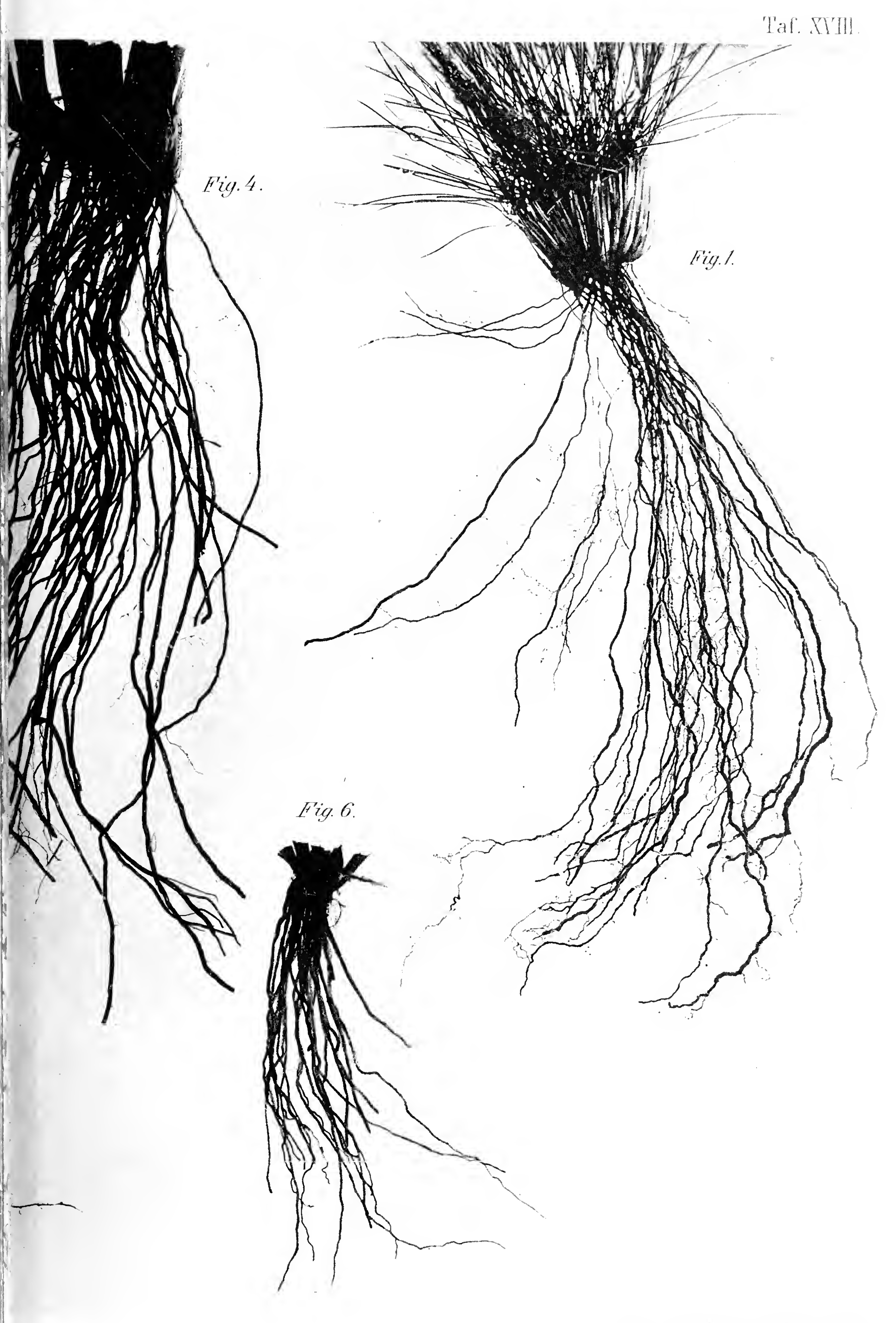

Fig. 4.
Fig. 1.
Fig. 6.

Fig. 1

Fig. 2

L. Bergklint del.

Monographie von Pilostyles ingae (Karst.) (Pilostyles Ulei Solms-Laub.).

Von

W. Endriss.

Hierzu Tafel XX und 29 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Die früheren Untersuchungen von Angehörigen der Gattung Pilostyles, die wir, soweit sie jüngeren Datums sind, fast ausschliesslich Graf Hermann zu Solms-Laubach verdanken, haben vielfach Lücken aufzuweisen infolge Mangels an Material. Eine genauere Untersuchung der Blüthen und Samen, wie auch der vegetativen Theile dieser kleinen parasitischen Phanerogamen erschien daher wünschenswerth.

Herr Professor Dr. K. Goebel erhielt nun von Herrn Ule aus Brasilien Alkoholmaterial von einer Pilostyles-Art, die Graf Solms, dem Herr Prof. Goebel eine Probe übersandte, für eine neue Art hielt und nach ihrem Entdecker Pilostyles Ulei Solms-Laub. nannte. Dieses Material wurde mir von Herrn Prof. Dr. Goebel gütigst zu einer eingehenden Untersuchung überlassen, deren Resultate in der vorliegenden Arbeit niedergelegt sind. Graf Solms gab seinerzeit in einem Brief an Herrn Prof. Goebel folgende Diagnose der Species Pilostyles Ulei Solms-Laub.:

„Proles floralis verticillis ternis tetraphyllis instructa. Folia margine irregulariter crenulata dentata, verticilli supremi basim versus angustata. Columna genitalis floris ♂ basi annulo lato depresso circumdata disco alte-convexo terminata, tubo antheri fero adnato sed distincto praedita. Antherae serie duplici.

„In ramulis arboris e Familia Leguminosarum gregaria floribus superficiem dense obtegentibus."

Dazu fügte er noch folgende Bemerkungen:

„Die Pflanze erinnert habituell sehr an P. Calliandrae R. Br., die indessen nur im weiblichen Geschlecht bekannt ist und sich durch ganzrandige Blätter unterscheidet. Von den ♂ Blüthen der Artgruppe mit viergliedrigen Blattwirteln unterscheidet sie sich durch den hochgewölbten Discus columnae, die unten verschmälerten Blätter des letzten Wirtels, sowie dadurch, dass das Staubfadenrohr zwar mit dem Griffel verwachsen und nicht frei, wie bei P. aethiopica Welw., ist,

aber dennoch seine Grenzlinien deutlich erkennen lässt, und dadurch in viel höherem Maasse als bei jenen seine Selbständigkeit zu erkennen gibt."

In der vor Kurzem erschienenen Monographie der Rafflesiaceen und Hydnoraceen in dem von Engler herausgegebenen „Pflanzenreich" hat nun Graf Solms die Species zu P. ingae (Karst.) gestellt, mit der er auch P. calliandrae vereinigte, und zwar, wie er mir schrieb, auf Grund von neuerdings gesammeltem Material. Die Unterschiede dieser drei alten Arten erschienen ihm zu minimal (sie beziehen sich nur auf den Blattrand), um die Arttrennung aufrecht zu erhalten, umsomehr, als die Unterschiede durch viele Zwischenformen verwischt werden.

II. Morphologie und Anatomie der Blüthen.

Im Anschluss an obenstehende Diagnose von Solms soll zunächst die männliche Blüthe näher beschrieben werden, von der in Fig. 1 der Tafel XX ein Habitusbild gegeben ist. Eine Abbildung eines von dem Parasiten befallenen Zweiges einer Leguminose, auf dem dicht gedrängt männliche Blüthen stehen, findet sich in Goebel's Organographie der Pflanzen, II. Theil, 2. Heft, S. 434. Einen allgemeinen Ueberblick bietet am besten ein Längsschnitt (s. Fig. 1) durch die Blüthe. Ein solcher zeigt unten die kegelförmige Basis, die mit ihrem spitzen Ende z. Th. im Wirth steckt und an deren oberem, breiterem Theil die Blätter inserirt sind. In der Mitte des Blüthenbodens erhebt sich die Columna genitalis, die aus einem centralen Theil, der dem Griffel der weiblichen Blüthe entspricht, und dem damit ringsum verwachsenen Antherenrohr besteht. Der Griffel besitzt häufig, aber nicht immer, eine in seiner Achse verlaufende Verwachsungsnaht, die nur auf genau median gehenden Schnitten zu sehen ist und verschieden tief herunter reicht. Die Spitze der Columna wird von dem hochgewölbten Discus eingenommen, der in den Fällen, wo eine Verwachsungsnaht vorhanden ist, am Scheitel eine kleine Einsenkung besitzt. Bei anderen Pilostyles-Arten kommen nach Solms wirkliche kleine Spalträume im Griffel vor, die rudimentäre Fruchtknotenhöhlen darstellen. Bei Pil. Ingae ist also an ihrer Stelle nur noch hie und da eine tiefer gehende Verwachsungsnaht, meist eine nur kleine oder gar keine mehr vorhanden.

Die Grenze zwischen dem Griffel und dem Antherenrohr ist bei jungen Blüthen sehr undeutlich; vielmehr scheinen die Antheren einfach in zwei Ringen in die Columna eingesenkt zu sein. Genau

genommen kann man eigentlich nicht von Antheren sprechen, sondern nur von Pollensäcken, die so gleichmässig neben einander liegen, dass man nicht sagen kann, welche oder wie viele zu einer Anthere gehören. Ihre Zahl ist nicht constant. In einer Blüthe enthielt jeder Ring 18 Säcke, so dass im Ganzen also 36 vorhanden waren (s. Fig. 2); in andern Fällen habe ich 19 und 20 gezählt in jeder Reihe. Möglich ist, dass 20 das Maximum und überhaupt die normale Zahl ist, während da, wo weniger vorhanden sind, einige Pollensäcke unterdrückt sind. Wenn man dann je vier Säcke als einer Anthere entsprechend betrachtet, so hätte man also zwei Kreise zu je fünf Antheren. Es liesse sich dies dann vergleichen mit den Verhältnissen der weiblichen Blüthe, wo normalerweise fünf Placenten vorkommen. Man kann aber auch mit Solms annehmen, dass einfächerige Antheren vorliegen.

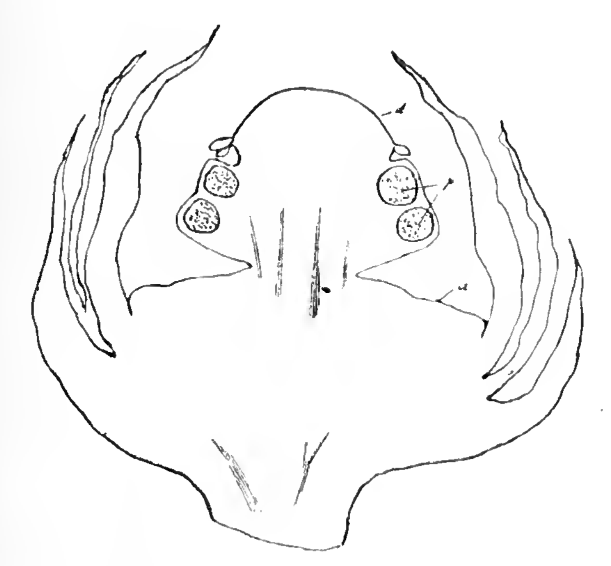


Fig. 1. Längsschnitt einer ♂ Blüthe: *a*: Annulus, *p*: Pollensäcke, *d*: Discus der Columna.

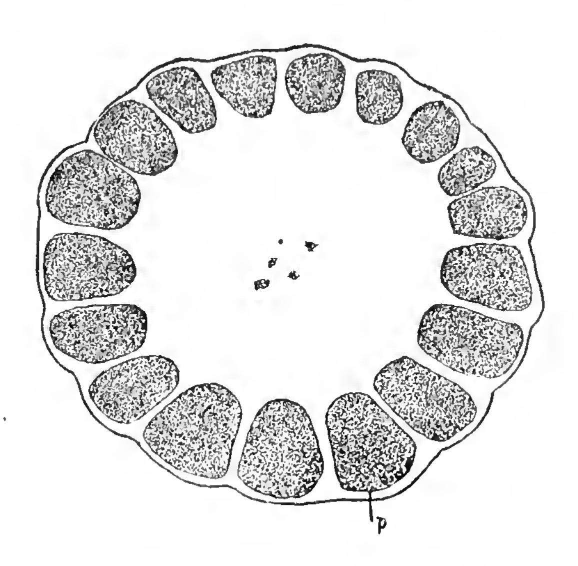


Fig. 2. Querschnitt durch den Antherenring mit 18 Pollenfächern *p*.

Dass die Zahl der Pollensäcke variirt, wird nach Betrachtung der weiblichen Blüthen weniger auffallen bei denen die Zahl der Placenten auch nicht constant ist. Die Pollensäcke sind von einander nur durch dünne Wände geschieden, die an ihren dünnsten Stellen nur aus zwei Zellschichten bestehen. Auch die Aussenwand zeigt einen höchst einfachen Bau aus nur zwei Schichten: a) Epidermis und darunter b), eine Lage ziemlich platter Zellen, denen direct die Tapetenzellen aufliegen. Von einer „fibrösen“ Schicht habe ich nichts gefunden (s. Fig. 3).

Wie bei allen Arten von Pil. öffnen sich die Antheren durch Querspalten, die zuletzt sehr weit werden, indem die Zellen der Aussenwand vertrocknen und nach und nach abfallen, so dass von dieser schliesslich nur noch kleine Reste oben und unten übrig bleiben. Am stärksten schrumpft die horizontale Scheidewand zwischen den

zwei Antherenringen, derart, dass zuletzt gar nichts mehr von ihr vorhanden ist. Bei solchen alten Blüthen, die schon fast allen Pollen entleert haben, hat sich dann die Columna unterhalb der Antheren stark gestreckt und die Antheren sind nach aussen gedrückt, so dass die Blüthe jetzt ein ganz verändertes Aussehen hat. Ausserdem ist dann die Antherenröhre vom Griffel deutlich getrennt durch eine Zone vertrockneter und geschrumpfter Zellen.

Der Pollen wird nach und nach entleert und liegt dann z. Th. auf dem Annulus zerstreut, welcher die Basis der Columna umgibt. Die einzelnen Pollenkörner sind sehr klein, nur 5 μ im Durchmesser, kugelig, mit glatter Exine, die an einzelnen Stellen etwas dünner ist. Im Innern erkennt man häufig zwei Kerne.

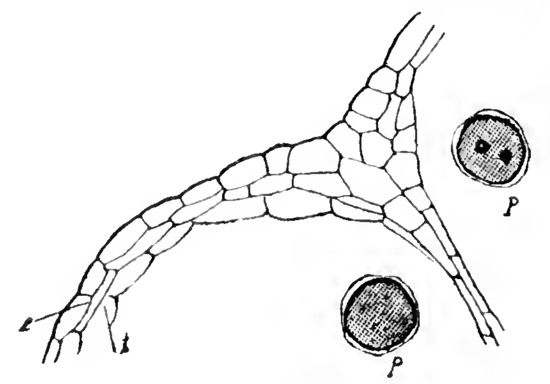


Fig. 3 Schnitt durch die Antherenwand. *e* Epidermis, *t* Tapetenzellen, *P* Pollenkörner.

Fig. 4. Eines der blasig aufgetriebenen Haare über den Antheren.

Ueber den Antheren befindet sich am unteren Rande der zu dem hochgewölbten Discus verbreiterten Columna ein Kranz grosser, etwa birnförmiger Haare, die für die Gattung Pilostyles charakteristisch sind. Solms nennt sie Narbenrudimente; in Engler-Prantl III 1. Abth. 1. Hälfte pag. 280 sagt er, sie nehmen die Stelle der Narbe ein. Man kann sie aber mit den Narbenpapillen nicht ohne Weiteres vergleichen, da sie fünf bis sechs Mal grösser sind als diese und eine ganz andere Form besitzen (s. Fig. 1 u. Fig 4). Die Spitze dieser Haare ist nur von einem ganz feinen Häutchen, der Cuticula entsprechend, überzogen, während der übrige Theil der Zellwand mehr oder weniger stark verdickt ist. Bei alten Blüthen ist die Spitze aufgerissen, das Haar zerknittert und der vorher reiche Inhalt entleert. Wahrscheinlich scheiden die Haare einen Stoff ab, welcher die Pollen verklebt.

Ein weiteres Gebilde, das für die männlichen Blüthen eigenthümlich ist, ist der breite Annulus am Grunde der Columna (s. Fig. 1). Das Gewebe desselben ist lange Zeit kleinzellig, meristematisch, und es schliessen, besonders nahe der Oberfläche, seine Zellen lückenlos aneinander. Durch geringe Dehnung derselben kann der Annulus

einen Druck auf die Blätter des obersten Wirtels ausüben und so das Oeffnen der Blüthe bewirken. Dafür spricht, dass er sich erst entwickelt, kurz bevor die Blüthe sich öffnet, und dass bei den weiblichen Blüthen, die sich nur ganz wenig öffnen, der Annulus auch immer viel kleiner, häufig sogar kaum angedeutet ist. Die männlichen Blüthen dagegen entfalten sich vollständig. Haben sie verblüht, so fällt zuerst die Columna ab, während die Blüthenbasis noch einige Zeit stehen bleibt, bis sie vermuthlich von der Wirthspflanze durch Wundkorkbildung abgeworfen wird. Doch konnte diese Frage an dem untersuchten Material nicht sicher entschieden werden, da der Parasit in seiner Entwickelung noch nicht so weit vorgeschritten war.

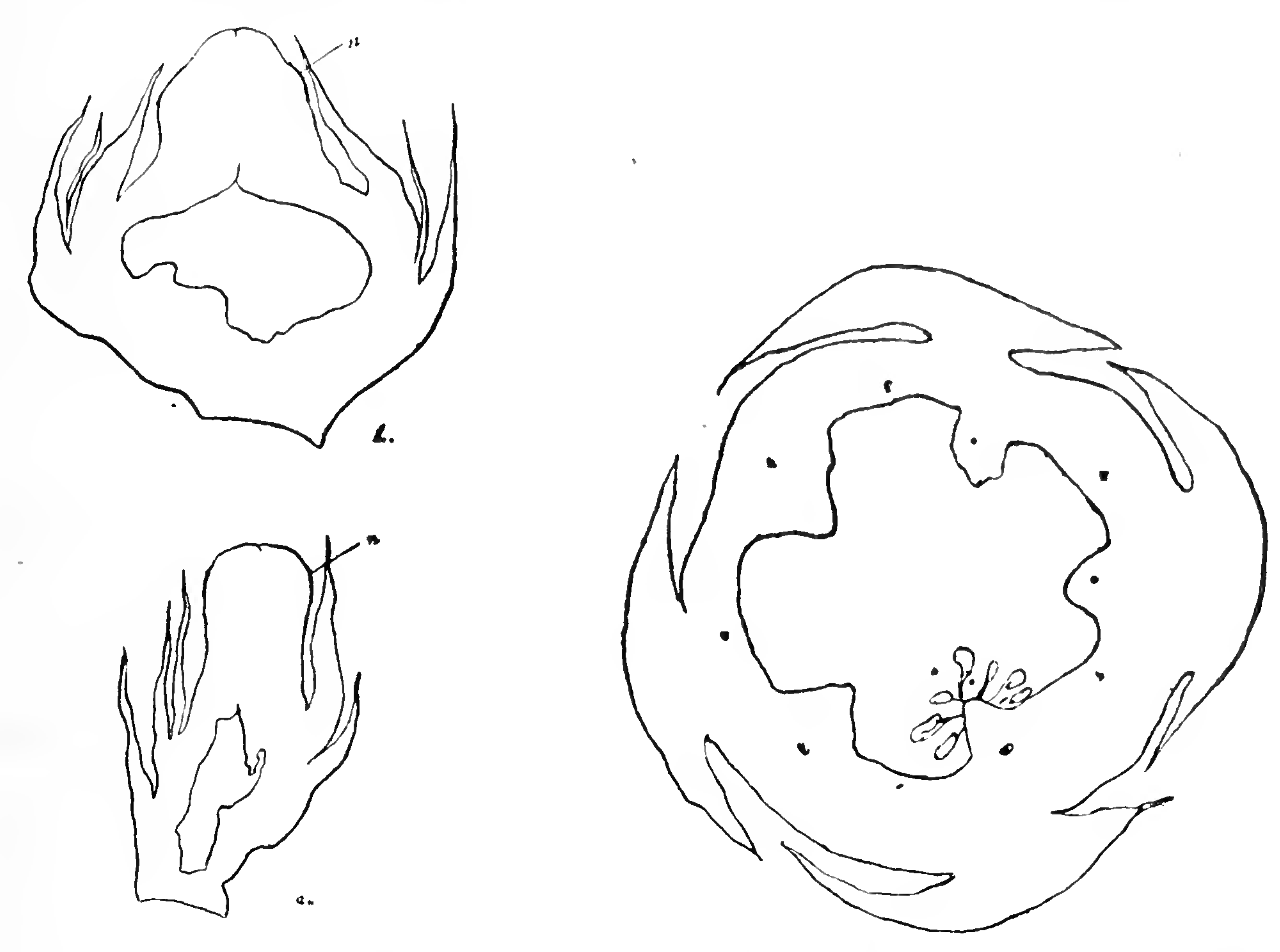


Fig. 5 *a* u. *b*. Längsschnitte weiblicher Blüthen. *a* schwächliche, *b* eine kräftige Blüthe.

Fig. 6. Querschnitt der weiblichen Blüthe.

Dagegen fand ich, dass die Wunden, welche durch Blüthen entstehen, die sich aus irgend einem Grunde nicht ganz ausbilden, sondern frühzeitig vertrocknen, durch Korkbildung geschlossen werden. Bei einer solchen vertrockneten Blüthe, die noch unter der Rinde steckte, bildete die Wirthspflanze einen Callus, der in die Höhlung eindrang, welche durch Vertrocknen der Blüthe in der Rinde entstanden war.

Die weiblichen Blüthen haben zu der Zeit, da sie sich öffnen, ungefähr dieselbe Grösse wie die männlichen und sind von diesen ohne Lupe nicht zu unterscheiden. Erst wenn sie sich zu Früchten ausgebildet haben, sind sie wesentlich grösser geworden.

Ihre Hülle besteht wie die der männlichen Blüthe aus drei vierzähligen alternirenden Wirteln kleiner, schuppenförmiger Blätter, die hier aus der Wand des Fruchtknotens entspringen (s. Fig. 5). Der Blattrand ist genau wie bei den ♂ Blüthen. Der Fruchtknoten ist einfächerig und trägt einen kurzen Griffel, der etwas unterhalb der Spitze mit einer ringförmigen Zone von Narbenpapillen (*n*) versehen ist. Im Innern wird der Griffel der ganzen Länge nach von einem schmalen Griffelkanal durchzogen. Mehr als bei den männlichen Blüthen ist hier ein grosser Unterschied in der Grösse und Form der Blüthen auffallend. Da, wo auf einem Zweig des Wirths nur wenige Blüthen neben einander stehen, so dass sie sich gegenseitig nicht oder kaum berühren, sind sie im Querschnitt ziemlich regelmässig rund, die Fruchtknotenhöhle ist gross und enthält viele Samenknospen. Dagegen da, wo die Blüthen eng neben einander stehen, sind sie häufig unregelmässig zusammengedrückt, die Fruchtknotenhöhle ist nur ein schmaler Spalt mit wenigen Samenknospen. Bei solchen schwächlichen Formen (s. Fig. 5*a*) ist dann von dem Annulus, der selbst bei ganz üppigen nur schwach entwickelt ist, kaum eine Spur mehr vorhanden.

Machen wir einen Querschnitt durch den Fruchtknoten, so sehen wir im Innern die zahlreichen, völlig anatropen Samenanlagen, auf deren Bau und Entwickelung weiter unten eingegangen werden soll. Sie sind annähernd senkrecht zur Längsachse der Blüthe orientirt und sitzen mit verschieden langen Stielen an wandständigen Placenten (Fig. 6). Die Zahl der letzteren ist verschieden, bei den am besten entwickelten Blüthen sind es fünf, etwa gleich grosse. Häufig findet man jedoch eine andere Zahl auf dem Querschnitt. Successive Querschnitte haben nun ergeben, dass die Placenten fast nie gleichmässig von unten bis oben verlaufen, vielmehr verflachen sich manche eine Strecke weit, andere theilen sich einmal, und wieder andere beginnen erst in einer bestimmten Höhe sich von der Wand abzuheben. Immerhin kann man auch in diesen Fällen aus der Zahl der Gefässbündel, die fast immer in der Nähe der Placenten, oft auch in diesen selbst, verlaufen, schliessen, wie viel Placenten vorhanden sind, und meist findet man bei gut ausgebildeten Blüthen fünf. Bei den weniger gut entwickelten freilich ist oft mehr als eine unterdrückt oder verflacht. Auffallend war mir, dass nach Solms (in Engler-Prantl) bei den anderen Arten von Pilostyles keine distincten Placenten vorkommen sollen. In der Monographie der Rafflesiaceen im „Pflanzenreich" schreibt Solms: „Germen inferum tota superficie interna irregulariter ovuliferum."

Die Epidermis, welche die Fruchtknotenhöhle auskleidet, besteht aus inhaltsreichen Zellen, die nach der Bestäubung eine Art Schleim absondern, in welchem, wie ich in einem Fall sehen konnte, die Pollenschläuche wachsen.

Wie schon oben kurz erwähnt, öffnen sich die weiblichen Blüthen nicht sehr weit, vielmehr nur so weit, dass zwischen der Narbe und den Blättern des obersten Wirtels gerade ein schmaler Spalt entsteht (s. Fig. 5). Insekten, die mit ihrem Rüssel oder mit den Extremitäten in die Spalte gerathen, müssen daher nothwendig an der Narbe streifen, und es kann so Bestäubung vermittelt werden, wenn die Thiere Pollen aus einer ♂ Blüthe mitbringen. Da ich nun nichts fand, was bestimmt als Nektarium zu betrachten wäre, so sind wohl kleine, darüber hingehende Insekten als Bestäuber der unscheinbaren Blüthen anzunehmen. Bei den männlichen Blüthen wird der Pollen auf den breiten Annulus hin entleert, und dadurch die Wahrscheinlichkeit, dass er sich an darüber gehende Insekten hängt, bedeutend vergrössert.

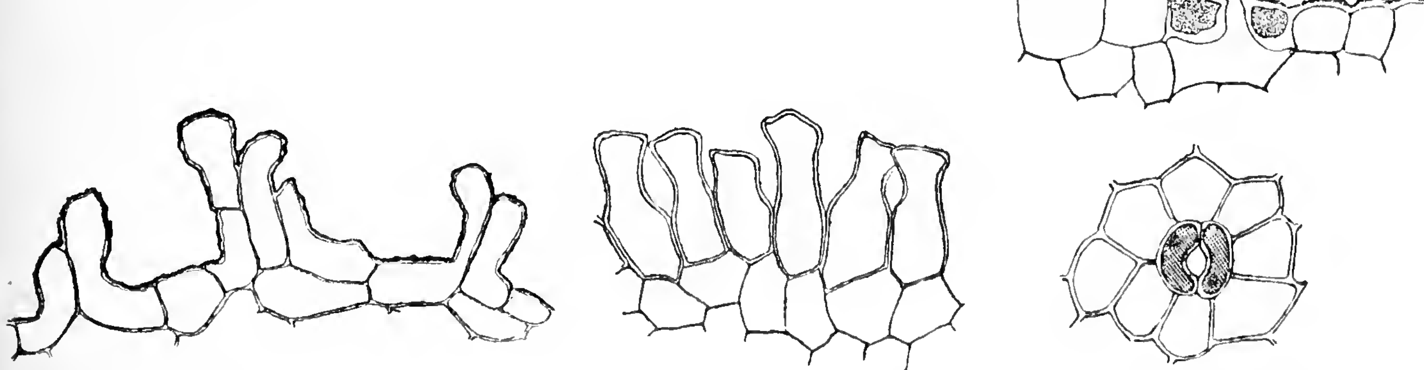


Fig. 7. Zähne des Blattrandes. Fig. 8. Narbenpapillen. Fig. 9. Spaltöffnung.

Vom anatomischen Bau der Blüthen bleibt mir noch das zu erwähnen, was in beiden Geschlechtern annähernd gleich ist. Auf einem Schnitt durch den unteren Theil einer Blüthe kann man leicht drei verschiedene Gewebe unterscheiden: die Epidermis, das Grundgewebe und in diesem die Gefässbündel.

Ein Unterschied zwischen dem Gewebe innerhalb und ausserhalb des Gefässbündelrings ist nicht zu machen, vielmehr sind beide einfach parenchymatisch, und bei jungen Blüthen mit reichem Inhalt erfüllt. Neben reichem Plasma findet man in allen Zellen des Grundgewebes wie auch der Epidermis junger Blüthen rundliche, stark lichtbrechende Inhaltskörper, Oel- oder Fetttröpfchen, die später verbraucht werden zum Reifen der Samen-, resp. der Pollenkörner, und darum in alten Blüthen fehlen. Stärke fand ich dagegen in keinem Theil des Parasiten, obwohl die Stärke des Wirths sicher die Hauptnahrung desselben bildet.

Die Epidermiszellen, die, von der Fläche gesehen, einfach polygonale Form haben, besitzen eine ziemlich starke Cuticula mit leisten- und zapfenförmigen Erhebungen. Die Zähne des Blattrandes bestehen aus je zwei an einander stossenden, verlängerten Epidermiszellen. Die Narbenpapillen, wie auch die blasenförmigen Haare der männlichen Blüthen, sind vergrösserte, umgestaltete Epidermiszellen (s. die Figg. 7, 8 und 4).

Spaltöffnungen sind vorhanden und zwar ausschliesslich auf der Aussenseite der Blätter, am zahlreichsten auf denen des untersten Wirtels (s. Fig. 9). Von der Fläche gesehen, erscheinen sie ganz normal, mit ziemlich breitem Spalt. Im Längsschnitt war allerdings die den Schliesszellen sonst eigenthümliche Wandstructur nicht zu sehen; doch ist eine Athemhöhle vorhanden, so dass immerhin wahrscheinlich ist, dass die Gebilde functioniren. Sie entstehen durch einmalige Theilung einer Epidermiszelle.

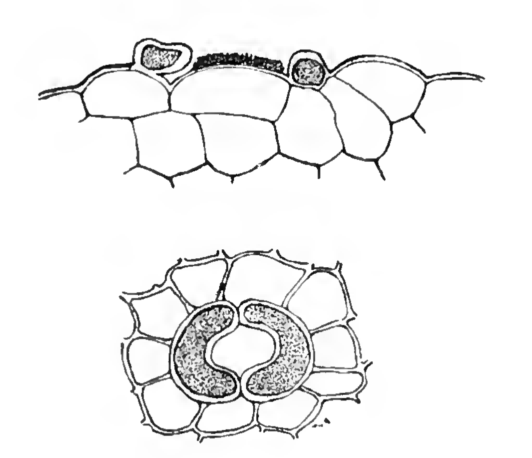


Fig. 10. Schleimspalte (?) auf dem Annulus.

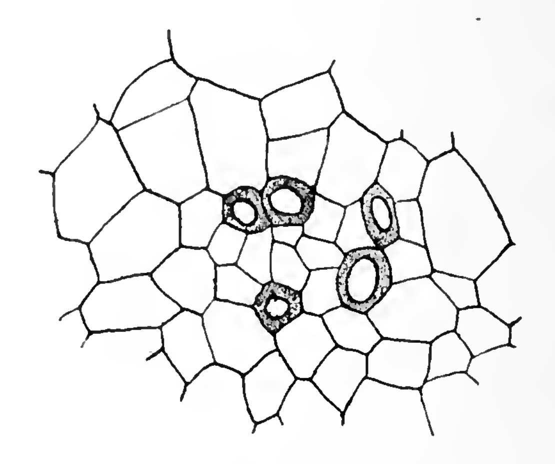


Fig. 11. Querschnitt eines Gefässbündels der Col. genitalis.

Den Spaltöffnungen ganz ähnliche Bildungen fand ich auf dem Annulus der männlichen und, soweit er vorhanden ist, auch der weiblichen Blüthen. Von den Spaltöffnungen unterscheiden sie sich durch den viel weiteren, ganz runden oder sogar quer ovalen Spalt und den Mangel einer Athemhöhle. Ausserdem liegt in und vor dem Spalt fast immer eine Anhäufung eines dunklen Körpers, der zweifellos hier ausgeschieden wurde, den ich aber nicht näher bestimmen konnte. Vielleicht handelt es sich um Schleimspalten, vielleicht auch um kleine Nektarien (s. Fig. 10).

Die Gefässbündel sind sehr einfach gebaut infolge weitgehender Reduction. Jedes Bündel zeigt auf dem Querschnitt wenige, höchstens 12—15 Tracheiden, die theilweise direct an einander stossen, z. Th. auch durch Parenchym von einander getrennt sind (s. Fig. 11). Sie sind kurzzellig, oft unregelmässig gebogen und besitzen spiralförmige

Wandverdickungen, die in den Tracheiden alter Blüthen oder Früchte unregelmässig verzerrt sind, wohl infolge der nachträglich eingetretenen Dehnung des umschliessenden Gewebes. Auf ihrer Aussenseite werden die Gefässtheile begleitet von Gruppen eigenthümlicher, langgestreckter Zellen, die zweifellos zum Bündel gehören. Auf den Querschnitten fallen sie durch ihre geringere Grösse und die etwas verdickten Zellwände im Parenchym auf, im Längsschnitt infolge ihrer langgestreckten Form und ihres reicheren Inhalts bezw. ihrer intensiveren Färbung. Graf Solms berichtet in seiner Arbeit über phanerogamische Parasiten in Pringsheim's Jahrbüchern VI. von ganz ähnlichen Zellen, die bei Cytinus hypocystis vorkommen. Nach der Ansicht von Herrn Professor Dr. Goebel hat man es hier mit den Resten der Siebröhren zu thun. Zwar konnte ich keine Siebplatten entdecken, doch ist immerhin möglich, dass die Perforationen der Wände so fein sind,

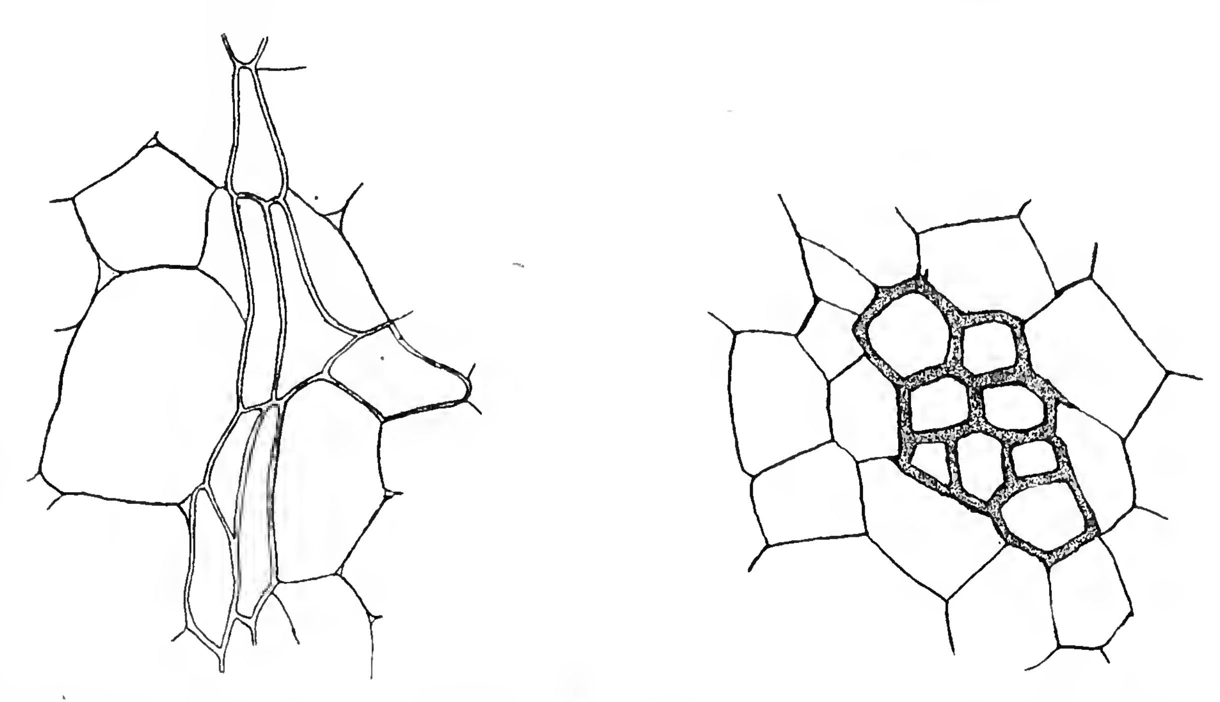


Fig. 12. Längsschnitt der „Siebröhren". Fig. 13. Querschnitt der „Siebröhren".

dass sie der Beobachtung entgehen. Es ist ja bei einem Parasiten wie Pilostyles, der alle seine Nahrung von der Wirthspflanze bezieht, und bei dem der gesammte Stoffwechsel eine andere Form annimmt, als bei autonomen Pflanzen, zu erwarten, dass auch die Siebröhren anders gebaut sind, als bei diesen (s. Figg. 12 u. 13).

Ueber den Verlauf der Gefässbündel gaben successive Querschnitte leicht Aufschluss. Im untersten Theil der Blüthe, der im Wirth steckt, ist nur ein centraler Strang vorhanden. Etwas weiter oben kann man seine Zusammensetzung aus 8—10 einzelnen Bündeln erkennen, die aber alle noch ganz nahe an einander liegen. Umgeben wird der Strang von den „Siebtheilen", die in entsprechender Anzahl vorhanden sind. Der Ring theilt sich dann in zwei Hälften

von je 4—5 Bündeln, die sich bald in die einzelnen Bündel auflösen. Auf Querschnitten findet man schliesslich 8—10 Bündel und zwar immer 4—5 stärkere und alternirend damit 4—5 schwächere. Diese letzteren hören bald auf. In den weiblichen Blüthen ziehen die stärkeren Bündel in der Nähe der Placenten, häufig auch in diesen selbst, nach oben. Im Griffel ist nur noch ein Paar Bündel vorhanden, die etwa bis zur Höhe der Narbe reichen. An ihren Enden fehlen dann die Tracheiden, nur inhaltsreiche Parenchymzellen setzen das Bündel noch eine kurze Strecke weit fort. Häufig ist nur ein Theil der Bündel vollständig ausgebildet, dann findet man an Stelle der fehlenden Bündel, ähnlich wie an den Gefässbündelenden, einen Strang einfachen Gefässparenchyms, der durch stärker gefärbten Inhalt auffällt. Die Siebtheile begleiten die Gefässe nicht sehr weit hinauf, im Griffel konnte ich sie nicht mehr finden.

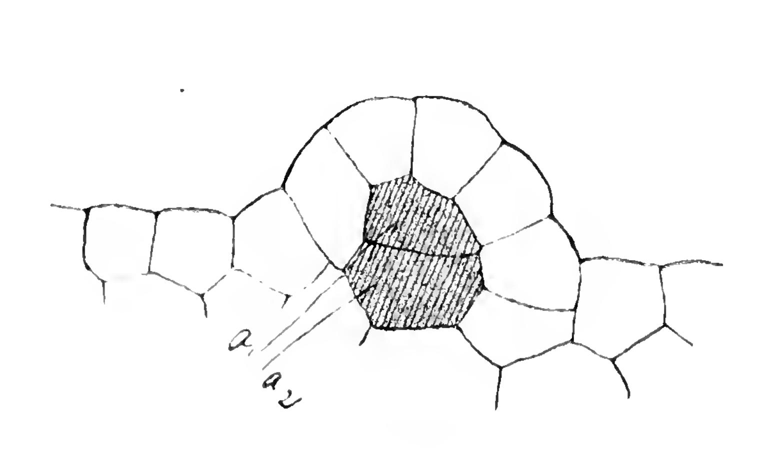


Fig. 14. Erste Anlage einer Samenknospe. Die Zellen a_1 und a_2 sind durch Theilung einer subepidermalen Zelle entstanden.

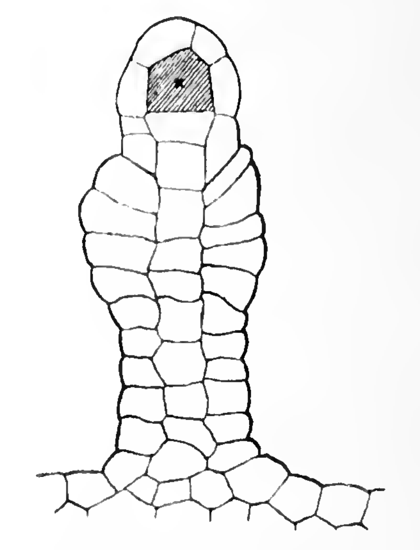


Fig. 15. Junge Samenanlage; sie zeigt den Beginn der Integumentbildung.

In den männlichen Blüthen hören von den 8—10 Bündeln die schwächeren schon unter dem Annulus auf. Die übrigen gehen getrennt oder zu einem einzigen centralen Strang vereinigt in die Columna über, wo sie sich in der Höhe der Antheren meist wieder in 4—5 getrennte Bündel auflösen. Zu den Antheren gehen keine Bündel ab, ebenso wenig als in die Blätter.

Von den Blättern will Graf Solms den obersten Wirtel als Perigon betrachten (Bot. Zeitg. 1876, No. 29). Es sind aber die Blätter aller drei Wirtel ganz gleich gebaut, auf allen kommen z. B. Spaltöffnungen vor. An ihrer Basis aus mehreren Schichten bestehend, deren Zellen von der Oberseite nach der Unterseite etwas an Grösse abnehmen, besitzen sie eine mehr oder weniger breite Randzone aus einer einzigen Zellenlage.

III. Entwickelung und Bau der Samen.

Die wichtigsten Angaben über den Bau der Samen von Pilostyles finden sich in der Abhandlung von Graf Solms: „Ueber den Bau der Samen in den Familien der Rafflesiaceen und Hydnoraceen" in der Botanischen Zeitung, 32. Jahrgang, 1874, No. 22. Von verwandten Arten handelt eine weitere Arbeit v. Solms: „Die Entwickelung des Ovulums und des Samens bei Rafflesia und Brugmansia" in: Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. Suppl. II. (1898).

Schon bei sehr jungen Blüthen, deren Fruchtknotenhöhle erst einen schmalen Spaltraum darstellt, treten die ersten Anlagen der

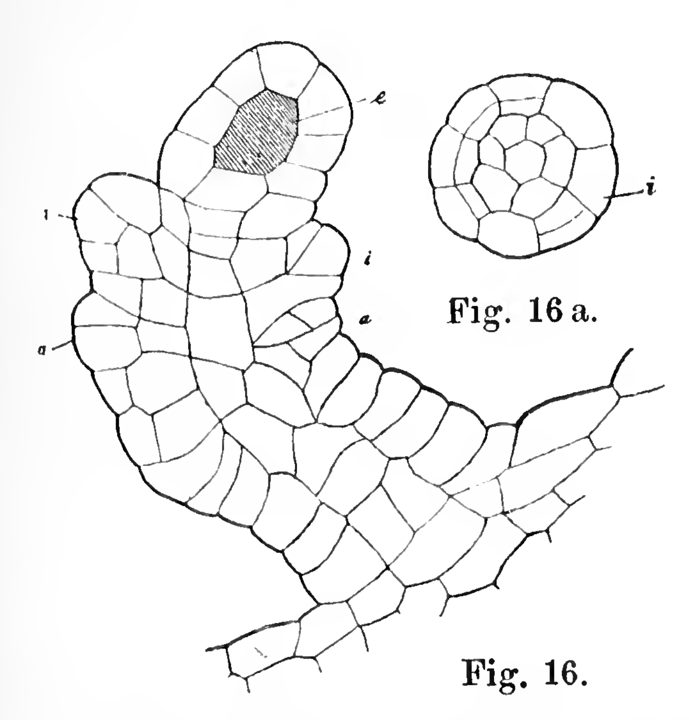


Fig. 16. Etwas älteres Stadium als Fig. 17. Bei *i* entsteht das innere, bei *a* das äussere Integument. *e* Archespor.

Fig. 16a. Querschnitt einer gleich alten Samenanlage, wie 18. Das innere Integument wird eben zweischichtig.

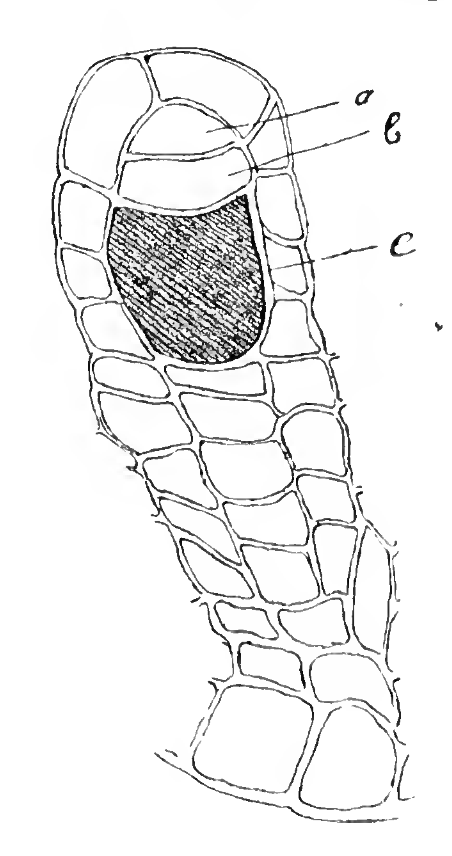


Fig. 17. Bildung des Embryosacks (*c*) aus dem Archespor durch Abtheilen zweier Zellen (*a* und *b*), die später resorbirt werden.

Samenknospen auf in Form kleiner Höcker (Fig. 14). Den Anstoss dazu gibt je eine Zelle, die, direct unter der Epidermis gelegen, sich vergrössert und theilt, wobei die Epidermis vorgewölbt wird (s. Fig. 14). Die Theilungen schreiten weiter, und es entsteht ein kleiner Zapfen, der im Längsschnitt aus drei Zellschichten besteht (s. Fig. 15). Aus seinem vorderen Theil entsteht der Nucellus, weiter hinten bilden sich aus der Epidermis zwei Integumente, zuerst das innere. Die betreffenden Epidermiszellen vergrössern sich stark, die vordersten segmentiren sich und bilden durch weitere Theilung das innere Integument, während mehr nach rückwärts gelegene Epidermiszellen ähnlich

das äussere Integument hervorbringen (s. Fig. 16). Gleichzeitig krümmt sich der bisher gerade Zapfen um, und es unterbleibt auf der concaven Seite die Ausbildung des äusseren Integuments, obgleich auch hier ein solches ursprünglich angelegt wird. Statt dessen findet man am Funiculus der fertigen Samenanlage einen kragenartigen Wulst, der mehr oder weniger stark entwickelt ist und als Rest des äusseren Integuments auf der an dem Funiculus anliegenden Seite der Samenknospe anzusehen ist.

Wenn das innere Integument etwa bis zur Spitze des Knospenkerns vorgewachsen ist, bildet sich in diesem der Embryosack. Die vorderste der centralen Zellen des Nucellus ist von Anfang an gross und hat einen grossen Zellkern. Sie wächst noch bedeutend und stellt

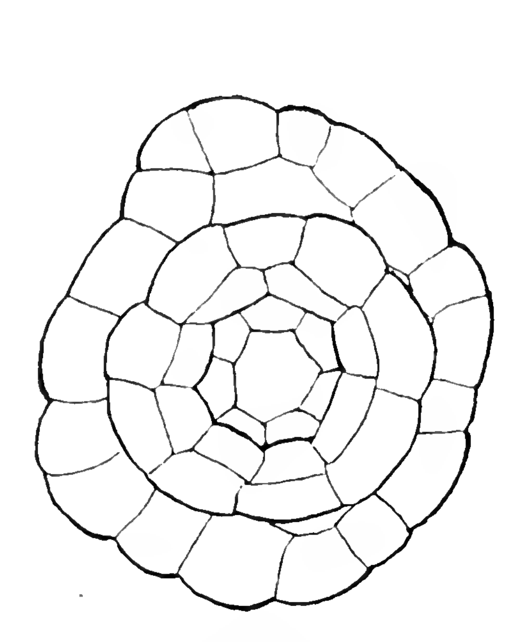


Fig. 18. Querschnitt durch eine reife Samenanlage.

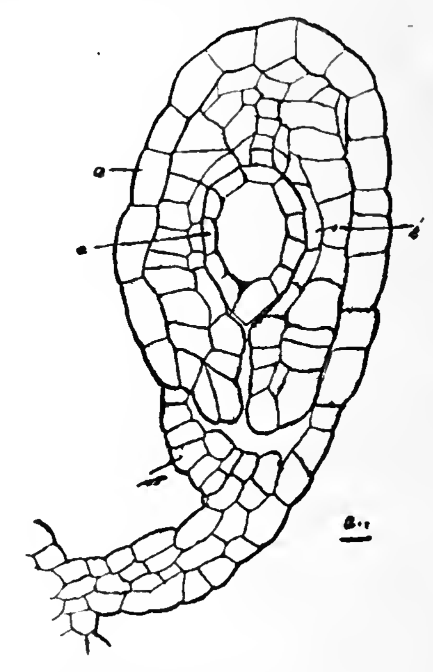


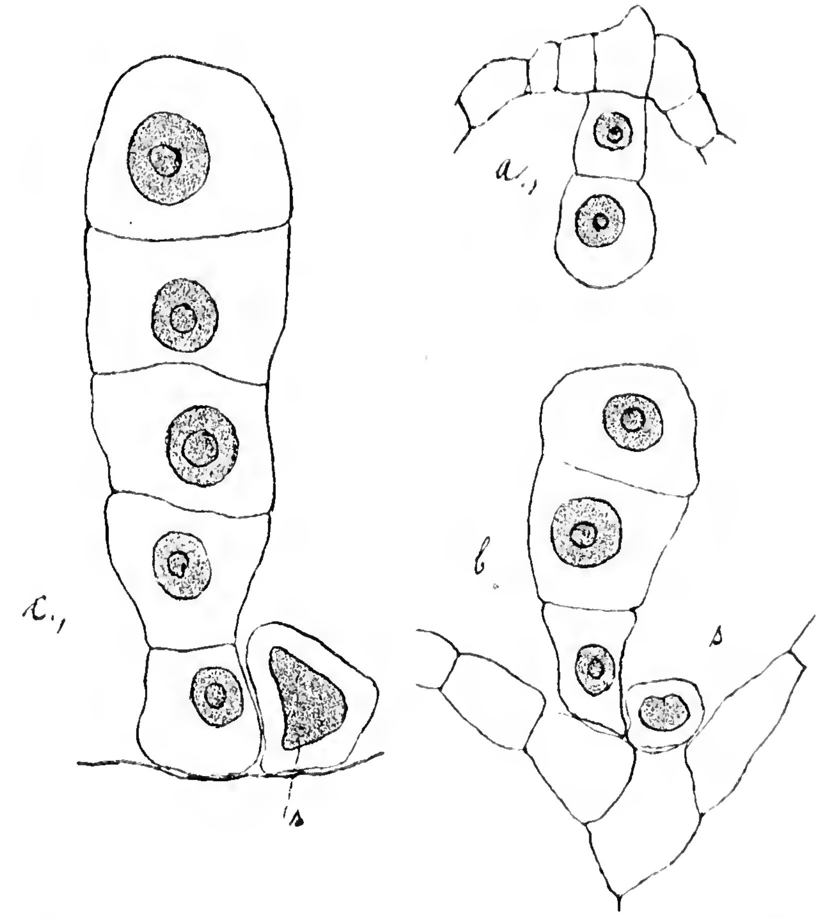
Fig. 18a. Fertige Samenanlage. *a* äusseres Integument. *i* inneres Int. *n* Nucellus. *w* der Wulst am Funiculus.

dann die Embryosackmutterzelle dar, das Archespor. Im weiteren Verlauf theilt sie an ihrem vordern Ende nach einander zwei kleine Zellen ab, welche später unterdrückt werden [s. Fig. 17 (*a* und *b*)]. Die noch übrige grosse Zelle ist der Embryosack [s. Fig. 17 (*e*)]. Das Nucellusgewebe, in welchem er liegt, bleibt immer einschichtig; vorn in der Nähe der Mikropyle sind seine Zellen grösser als im übrigen Theil. Von den Theilungen des Embryosackkerns konnte ich nur die Zwei- und Viertheilung sicher constatiren, fand aber schliesslich, dass der fertige Eiapparat ganz normal ist: zwischen den zwei grossen Synergiden liegt die Eizelle, hinten drei kleine Antipoden, die Mitte der Zelle nimmt der grosse Endospermkern ein (s. Fig. 3 der Tafel XX).

Inzwischen hat das innere Integument die Mikropyle ausgebildet, und auch das äussere ist bis nahe an dieselbe vorgewachsen, in seiner

ganzen Ausdehnung einschichtig, während das innere Integument zwei Zellschichten aufweist. Die Samenknospe ist vollständig anatrop geworden.

Eine Frage, die mich lange Zeit beschäftigt hat, war die nach der Befruchtung, und ich habe zu diesem Zweck viele Blüthen durchmustert. Bestäubte Blüthen fand ich einige, aber nur in einem Fall hatten die Pollenkörner Schläuche getrieben, die durch den Griffel in die Höhlung des Fruchtknotens eingedrungen waren und hier an der Wand hinunterwuchsen in dem Schleim, den die Epidermiszellen absonderten (s. oben). Die Samenanlagen dieser Blüthe waren noch nicht reif und die Pollenschläuche auch noch nicht bis zu ihnen vorgedrungen. In einer älteren Blüthe fand ich dagegen Samenanlagen, die den Eindruck machten, als seien sie soeben befruchtet worden. Der Embryosack war erweitert, und die Eizelle umkleidete sich eben mit einer Membran oder hatte sich in andern Samenanlagen bereits in zwei Zellen getheilt (s. Fig. 4 der Taf. XX, wo einer dieser Fälle dargestellt ist). Trotzdem fand ich auf dieser Blüthe keine Spur von Pollen, noch in ihr Pollenschläuche. Blüthen, bezw. junge Früchte, die etwas älter waren als die eben beschriebene, habe ich viele mit dem gleichen negativen Resultat durchsucht. Darnach möchte ich wirklich bezweifeln, dass eine Befruchtung, zum mindesten eine solche in normaler Weise, stattfindet.



Figg. 19 u. 21: Theilungsstadien des Embryo: *s* Synergiden.

Sobald sich die Eizelle zu theilen beginnt, erscheinen die zwei Synergiden von einer hellen, offenbar gequollenen Membran umgeben und erhalten sich so lange Zeit (s. Figg. 19 u. 21). Die Antipoden gehen früh zu Grunde. Die Eizelle theilt sich zuerst in zwei gleich grosse Zellen (Fig. 19 *a*). Davon vergrössert sich die von der Mikropyle abgewandte und theilt sich in zwei Zellen durch eine Wand, die parallel zu der zuerst auftretenden ist (s. Fig. 19 *b*). Jede der

zwei zuletzt entstandenen Zellen theilt sich wieder in zwei Theile, so dass nun ein Embryo von fünf hinter einander liegenden Zellen vorhanden ist von etwa keulenförmiger Gestalt (s. Fig. 19 *c*). Gleichzeitig hat sich der Embryosack mächtig gedehnt. Der Endospermkern hat sich in viele grosse Kerne getheilt, die zusammen mit ihrem Plasma bald das ganze Innere des jungen Samens neben dem Embryo erfüllen. Das Nucellusgewebe wird verdrängt bis auf wenige Zellen, die in die Mikropyle eindringen, zu deren Verschluss ausserdem die innere Zellenlage des inneren Integuments verwendet wird, soweit sie die Mikropyle umgibt. Die betreffenden Zellen sind bei den reifen Samen gestreckt, ihre Wände unregelmässig gebogen. Der übrige Theil der inneren Zellenlage des inneren Integuments wird zu einem feinen Häutchen zusammen gepresst. Dagegen geht aus der äusseren

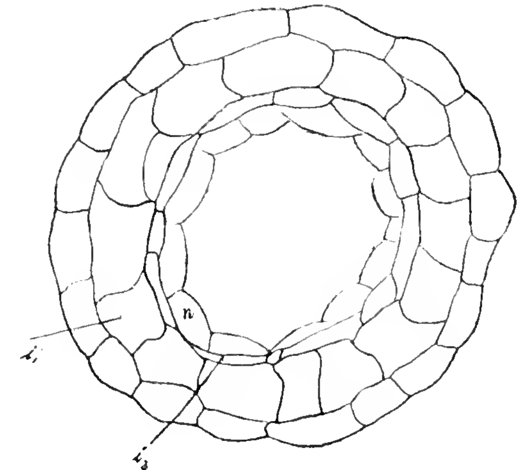


Fig. 20. **Querschnitt eines solchen Samens. Die äussere Zellenlage des inneren Integuments wird zur harten Samenschale, die innere Lage (i_2) wird wie das Nucellusgewebe (*n*) verdrängt.**

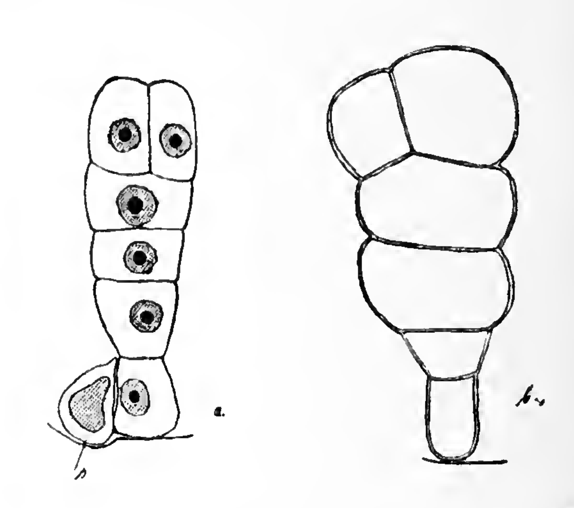


Fig. 21. **Theilungsstadien des Embryos. *s* Synergiden.**

Zellschicht dieses Integuments die harte Samenschale hervor, welche den Samen ihre dunkelbraune Farbe ertheilt. Schon bald nachdem die Eizelle sich zu theilen angefangen hat, verdicken sich in der Nähe der Mikropyle die Zellen der äusseren Lage des inneren Integuments, und die Verdickung schreitet dann allmählich nach hinten zu fort (s. Fig. 5 der Tafel XX). Bei den reifen Samen ist die Verdickung so stark, dass nur noch ein ganz schmales Lumen in jeder Zelle übrig ist, von dem nach allen Seiten enge, gebogene und oft verzweigte Tüpfel ausgehen (s. Fig. 6 der Tafel XX). Wie an der Mikropyle ist die harte Samenschale auch am hinteren Ende des Samens unterbrochen und die Lücke von dünnwandigeren, kleinen Zellen erfüllt, die aus der Chalaza hervorgehen und reichen, körnigen Inhalt haben (s. Fig. 6 der Tafel XX).

Das äussere Integument erhält sich bis zur Samenreife fast un-

verändert und umgibt als dünnes Häutchen aus saftigen Zellen die harte Samenschale. Auch die Zellen des Funiculus bleiben immer weich und safterfüllt.

Inzwischen haben sich auch im Innern des Samens Veränderungen vollzogen. Die zwei am Mikropylenende gelegenen Zellen des Embryos haben sich wenig verändert, dagegen sind die übrigen drei Zellen bedeutend breiter geworden und z. Th. schon durch Längswände getheilt (Fig. 21). Es ist nun bei den einzelnen Samen verschieden, welche dieser drei Zellen sich zuerst theilt. Meist ist es die Endzelle, dann folgt die darunter gelegene und schliesslich die dritte. Die so entstehenden Längswände sind nicht parallel, sondern mehr oder weniger stark gegen einander verdreht. Aus diesem Grunde sieht man auf einem Längsschnitt fast nie alle zugleich getroffen. Weitere

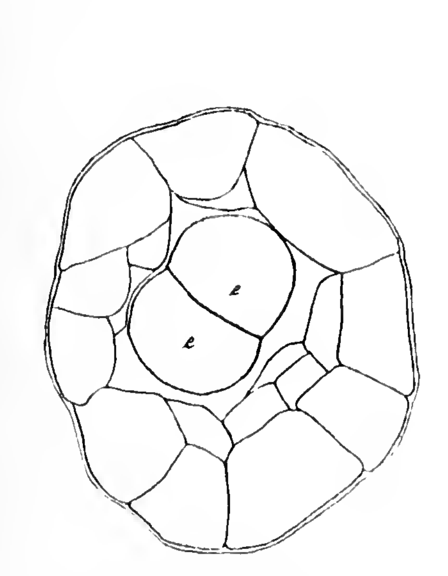


Fig. 22. Querschnitt des Sameninhalts. *e* Embryo.

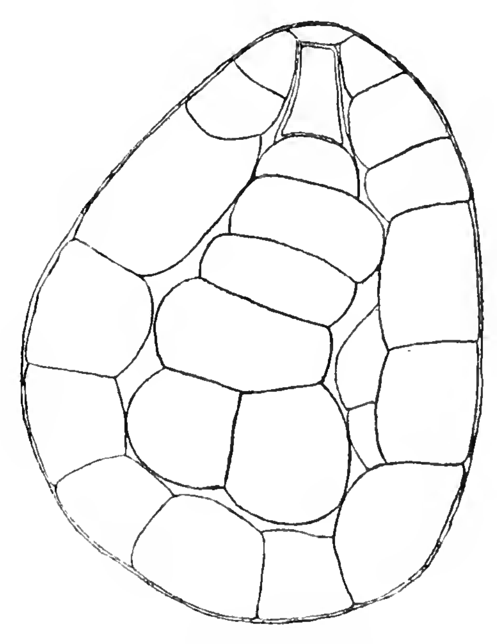


Fig. 23. Längsschnitt eines Sameninhalts mit einem Embryo, der ein Stockwerk länger ist als die meisten Embryonen.

Längswände treten nicht auf, wie ich auf Querschnitten durch den reifen Samen, wie auch an herauspräparirten und mit Eau de Javelle aufgehellten Embryonen sehen konnte. Die beiden vorderen Zellen des Embryos theilen sich nicht, weshalb ich beide als Trägerzellen auffassen möchte. Die erste Zelle ist langgestreckt und besitzt eine etwas dickere Wand als die zweite, die eine breitere Form hat. Der normale Embryo besteht also aus zwei Trägerzellen und sechs weiteren in drei Etagen angeordneten grossen Zellen. Nur sehr selten fand ich Embryonen, die ein Stockwerk mehr hatten (s. Fig. 23).

Umgeben ist der Embryo von einer einzigen Lage grosser Endospermzellen. Gleich von Anfang an, d. h. schon als Primordialzellen, ordnen sich die Zellen im grössten Theil des Samens in einer einfachen Lage an der Wand des Embryosacks an; nur am hinteren

Ende des Samens ist das Endosperm einige Zeit lang mehrschichtig. Erst durch das Wachsthum des Embryos wird es auch hier einschichtig, indem einige Zellen verdrängt werden. Doch sind das nur wenige, kleine, die bleibenden erkennt man schon, ehe noch Wände zwischen den Zellen vorhanden sind, an ihrer bedeutenderen Grösse. An Stelle der verdrängten Zellen findet man dann einen Spaltraum zwischen Endosperm und Embryo, in dem man da und dort noch Reste der Zellen finden kann. Sowohl die Zellen des Embryos wie auch die des Endosperms wölben sich gegen die Spalte vor und so entsteht um den Embryo herum ein System von Intercellularen, die auf Schnitten in Form von drei- bis mehreckigen Zwickeln erscheinen. Diese erleichtern die Unterscheidung der beiden Theile des Sameninhalts, deren Zellen sonst so ähnlich sind, besonders auch was ihren Inhalt anbetrifft. In jungen Samen, wo sich die Endospermzellen eben durch Wände gegen einander abgrenzen, haben diese Zellen wie auch die des Embryos noch reiches Plasma und sehr grosse Kerne. Im Plasma findet man zerstreut ganz kleine, stark lichtbrechende Körperchen, Oeltröpfchen. Dieselben werden beim Reifen der Samen immer grösser und erfüllen schliesslich Endosperm und Embryo, während der Plasmainhalt der Zellen sehr gering geworden ist. Auch die vorher grossen und deutlichen Kerne sind undeutlich und schwer zu sehen. Oel findet sich auch im Samen anderer Rafflesiaceen.

Die Früchte entstehen einfach durch Weiterwachsen der Blüthen mitsammt der Hülle. Sie sind etwa $1^1/_2$ bis 2 Mal so gross als diese zur Zeit der Bestäubung sind, durchschnittlich 4 mm im Durchmesser und 5—6 mm lang. Die Samen sind 0,8 mm lang und etwa 0,5 mm breit. Darüber, wie die Samen verbreitet werden, kann ich nichts Bestimmtes angeben; wahrscheinlich fallen die Früchte als Ganzes ab, und die Samen werden durch Auflösung der Wand frei. Möglicherweise spielt auch das dünne, saftige Häutchen, welches die reifen Samen umgibt und aus dem äusseren Integument hervorgegangen ist, irgend eine Rolle bei der Samenverbreitung.

IV. Blüthenentwickelung.

Ueber die Entwickelung der Blüthen von Pilostyles finden wir in der Litteratur noch fast gar nichts. Nur in der Arbeit „Ueber den Thallus von Pil. Hausknechtii“ (Bot. Ztg. 1874) gibt Graf Solms einige kurze Angaben über die endogene Entstehung der Blüthen jener Art. Von verwandten Gattungen kennt man die Blüthenentwickelung bei Cytinus und Brugmansia. Bei beiden entstehen die

Blüthen endogen im Innern eines zuerst compacten Gewebekörpers. (Die Entwickelung der Blüthe bei Brugmansia Zippeli Bl. und Aristolochia Clematitis L. von Hermann Grafen zu Solms-Laub.) Graf Solms glaubt darnach annehmen zu dürfen, dass ganz analog auch die Blüthen der übrigen Rafflesiaceen endogen entstehen. In seiner Arbeit „Das Haustorium der Loranthaceen und der Thallus der Rafflesiaceen und Balanophoreen" in den Abhandl. der naturf. Ges. zu Halle, Bd. 13 Heft 3, 1877, kommt er pag. 265 auf die Entwickelung der Blüthen von Rafflesia Arnoldi zu sprechen und sagt dort z. B.: „. . . so dürfen wir doch mit einiger Sicherheit annehmen, dass die einschlägigen Vorgänge von denjenigen, die wir für die Verwandte Pilostyles kennen, nicht wesentlich abweichen werden" (nach einer Fussnote ist P. Hausknechtii gemeint); und weiter unten: „endlich wird sich im Innern seines Gewebes der endogene Blüthenspross bilden". — Ohne nun in Zweifel ziehen zu wollen, dass die Blüthen der Rafflesia wirklich endogen entstehen, möchte ich doch vorausschicken, dass ich bei Pil. ingae die Entwickelung der Blüthensprosse ganz ausgesprochen exogen gefunden habe, womit also erwiesen ist, dass nicht allein endogene Blüthenentwickelung unter den Rafflesiaceen vorkommt.

Ausser den Blüthensprossen besitzt Pil. ingae einen in die Wirthspflanze eingeschlossenen vegetativen Theil, der in Form langgestreckter, unregelmässig geformter Stränge und Fäden die Gewebe derselben durchzieht. Die stärksten Stränge finden sich in der secundären Rinde, dicht unter der primären. Von diesen Strängen geht die Bildung der Blüthen aus. Die jüngsten Blüthenanlagen sind in der Nähe des Vegetationspunktes des Wirths; je weiter sie von diesem entfernt sind, um so älter sind sie im Allgemeinen. In einer bestimmten Region findet man darum alle Blüthen etwa auf demselben Stadium der Entwickelung. Auf der Aussenseite des befallenen Zweigs findet man die jungen Anlagen bald durch kleine, flache Höcker auf der Rinde angedeutet. Macht man sich durch einen solchen Zweig Querschnitte, so erhält man zugleich Längsschnitte der jungen Blüthen, da diese fast genau senkrecht zur Längsrichtung des Zweigs aus diesem hervorbrechen. Beim Aufsuchen der jüngsten Stadien, die sich auf der Rinde noch nicht markiren, ist man freilich etwas auf den Zufall angewiesen, da die Blüthen ohne jegliche Ordnung, bald dicht gedrängt, bald vereinzelt stehen.

An der Stelle, wo sich eine Blüthe bilden will, wird durch starke Zelltheilung eines Thallusstrangs dicht unter der primären Rinde ein massiver Zellkörper gebildet. Der nach aussen gekehrte Theil des-

selben nimmt bald Kegelform an, rundet sich darauf zur Gestalt einer Kugelkappe und drückt sich in die primäre Rinde vor: es ist ein Vegetationspunkt entstanden. Gleichzeitig bildet sich auf der inneren Seite des Zellcomplexes ein nach innen zu wachsender, mehr oder weniger unregelmässig keilförmiger Strang, ein „Senker" aus, der im weiteren Verlauf schliesslich durch das Holz hindurch bis ins Mark vordringt. An den Seiten des jungen Vegetationspunktes entstehen die Anlagen der ersten Blätter in Form ziemlich breiter Höcker (s. Fig. 24). Dieselben sind dem Vegetationspunkt so eng angeschmiegt, dass sie von diesem, besonders in ihrem untern Theil, kaum abgegrenzt erscheinen. Ebenso entstehen in rascher Folge nach einander alle drei Blattwirtel, bei männlichen wie bei weiblichen Blüthen. Alle Blätter legen sich eng auf einander und über den Vegetationspunkt her. Es rührt das offenbar daher, dass die ganze Anlage, die noch immer unter der Rinde liegt, hier einen sehr starken Druck auszuhalten hat, den die primäre Rinde ihrem Durchbruch entgegensetzt. Diesen Druck muss die Blüthe schliesslich überwinden, um durch Sprengen der Rinde ins Freie zu kommen. Gelingt dies nicht, so geht die junge Blüthe zu Grunde und man findet in der That auch häufig unter einem Höcker der Rinde, wo man eine schöne, junge Anlage vermuthet, eine im Absterben begriffene, eigenthümlich geschrumpfte Blüthe. Besonders häufig sind dieselben am Grund der Blattstiele, wo die primäre Rinde, wie auch der Ring von Bastfasern, welche primäre und secundäre Rinde von einander trennen, besonders stark entwickelt sind und darum dem Durchbruch der Blüthen einen bedeutenden Widerstand entgegensetzen. Die Senker der absterbenden Blüthen gehen ebenfalls zu Grunde, indem sie vom Wirth erdrückt werden.



Fig. 24. Entwickelungsstadien der männlichen Blüthe: *a* die Blätter des ersten Wirtels sind angelegt; *b* es beginnt die Anlage des zweiten Wirtels.

Die jungen Blüthen, bei denen die Blätter alle angelegt sind und eng auf einander gepresst den Vegetationskegel bedecken, erscheinen auf den ersten Anblick wie die Bilder, die Solms von den jüngsten Blüthenanlagen von P. Hausknechtii gibt, aber bei genauerem Nachsuchen erkennt man immer, dass es einzelne Blätter sind, die den Vegetationskegel bedecken. Niemals aber fand ich über einer

dieser Blüthen Reste von einem sie anfangs deckenden Gewebe. Sind die drei Blattwirtel alle angelegt, so ist mit der ganzen Anlage auch der Senker schon bedeutend gewachsen und es beginnen sich in ihm die Tracheiden anzulegen. So weit verhalten sich männliche und weibliche Blüthen ganz gleich. Das Geschlecht der jüngsten Anlagen habe ich immer bestimmt, so lange der junge Zweig, auf dem sie waren, noch im Zusammenhang war mit einem älteren, auf dem schon offene Blüthen standen. Diese waren von demselben Geschlecht wie die jungen Anlagen, da auf einem Zweig immer, oder wenigstens fast immer, nur Blüthen einerlei Geschlechts vorkommen. Pil. ingae ist, wie Pil. Hausknechtii, diöcisch, d. h. alle aus einem bestimmten, zusammenhängenden System von Thallusfäden entspringenden Blüthen haben dasselbe Geschlecht. Wenn ich trotzdem einmal auf einem Zweig Blüthen männlichen und weiblichen Geschlechts fand, so ist dies wohl einfach so zu erklären, dass jener Zweig von zwei verschiedenen Systemen durchzogen wurde.

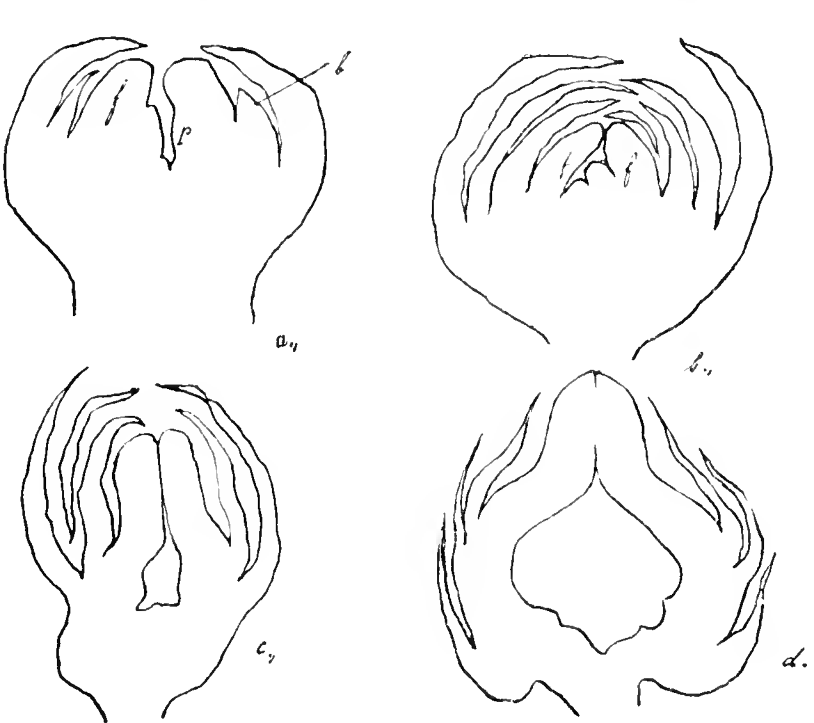


Fig. 25. Entwickelungszustände der weiblichen Blüthe: *a* Blätter *(b)*, die Fruchtblätter *(f)* haben sich erhoben; *p* Anlagen der Placenten; *b* ähnliches Stadium; *c* die Fruchtknotenhöhle ist geschlossen; *d* fertige Blüthe.

Verfolgen wir nun zuerst die Entwickelung der weiblichen Blüthe weiter. Nachdem die drei Blattwirtel angelegt sind, bleibt die Spitze des Scheitels im Wachsthum zurück und es erhebt sich an seinem Rande ein Ringwulst, der immer höher wird und schliesslich eine enge, centrale Vertiefung umgibt. Leider konnte ich keine Querschnitte durch so junge weibliche Blüthen erhalten, um zu entscheiden, aus wie vielen Theilen sich der Ringwulst zusammensetzt. Nach der Zahl der Placenten und der Form des Griffelkanals möchte ich jedoch annehmen, dass er fünf Carpellen entspricht. Auf seiner Innenseite treten bald kleine Wülste auf, offenbar die Anlagen der Placenten (s. Fig. 25 *a: p*). Noch ist die Anlage unter der Rinde und daher möglichst eng zusammen verpackt. Infolgedessen ist auch die Fruchtknotenhöhle noch so schmal; sie erweitert sich erst, nachdem die Rinde durchbrochen ist. Das Altersstadium,

auf dem dies geschieht, ist verschieden und hängt davon ab, ob die Blüthe aus einem Spross mit starker oder schwacher Rinde hervorbricht. Die Rinde wird immer mehr gehoben und schliesslich durchbrochen, sie umgibt dann wie ein Becher mit zerfetztem Rande die Basis der Blüthe. In dieser ist die Fruehtknotenhöhle schon ziemlich gross geworden und die Carpelle neigen oben zusammen, um mehr oder weniger vollständig zu verwachsen. Meist bleibt der Griffelkanal als feiner Spalt bis zur Spitze erhalten, in anderen Fällen tritt im Griffel eine Verwachsung ein. Die Blüthe braucht jetzt nur noch zur vollen Grösse heranzuwachsen und die Narbenpapillen und Samen-

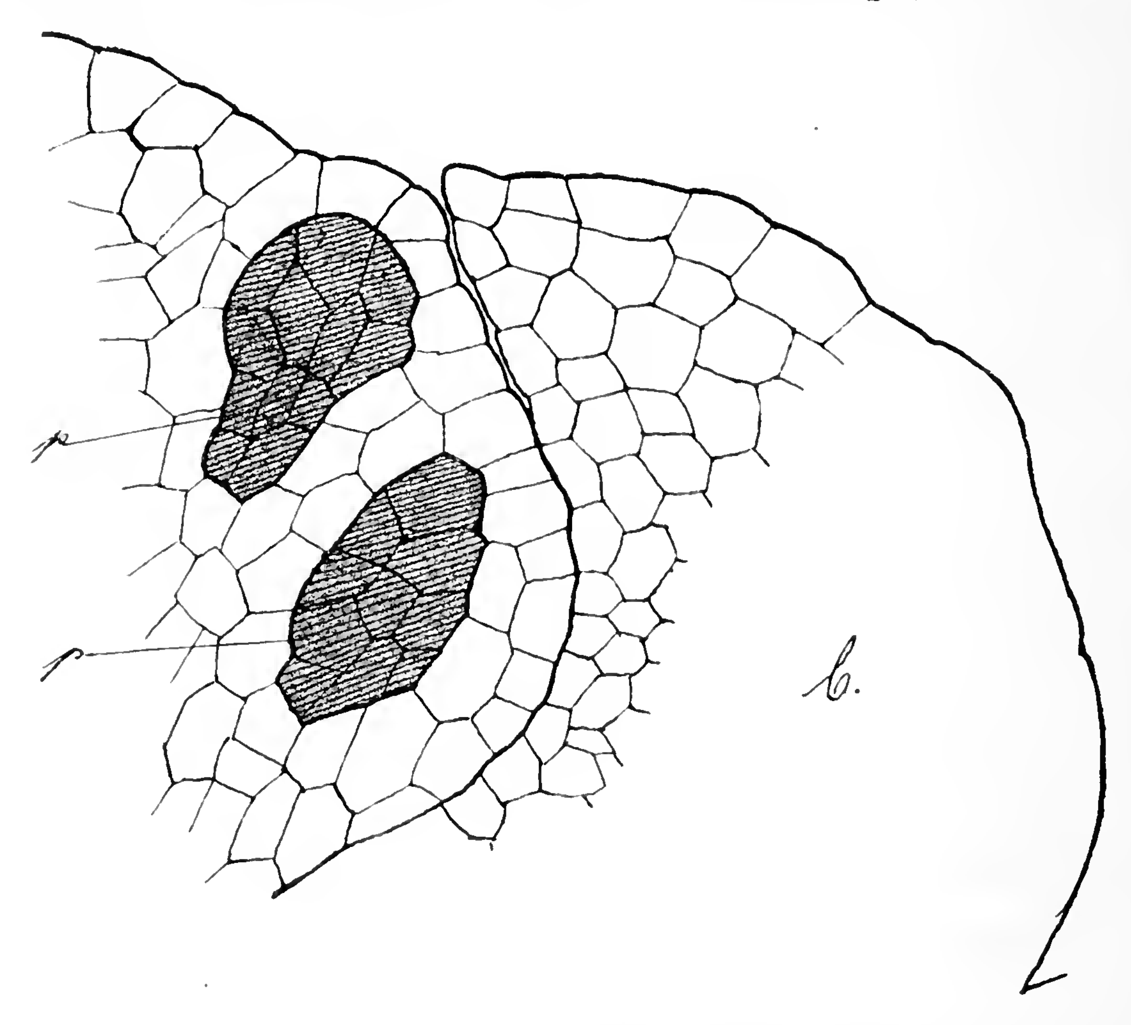


Fig. 26. Erste Anlage der Pollensäcke längs geschnitten *(p)*. Der Columna dicht angeschmiegt das junge Blatt *(b)*.

anlagen auszubilden, dann ist sie fertig. In den Grundzügen wurde die Blüthenentwickelung, insbesondere die Bildung des Fruchtknotens, schon von Solms richtig vermuthet. In der Arbeit „Die Entwickelung der Blüthen bei Brugmansia Zippeli Bl. und Aristolochia Clematitis“ spricht er von den Untersuchungen von Baillon und Arcangeli über die Blüthenentwickelung von Cytinus. Beide kommen zu dem Resultat, dass die Fruchtknotenhöhle durch Vertiefung des Blüthenscheitels zu stande kommt, analog wie bei andern Blüthen mit unterständigem Fruchtknoten. Und ähnlich erklärte sich dann Solms die Entstehung des Fruchtknotens von Pilostyles.

Ganz einfach geht auch die Ausbildung der männlichen Blüthe vor sich. Nachdem alle Blätter angelegt sind, vergrössert sich der Vegetationspunkt. Etwas unterhalb seiner Spitze sieht man auf einem Längsschnitt zu beiden Seiten je zwei über einander liegende Gruppen von wenigen Zellen, die sich durch reicheres Plasma, resp. durch stärkere Färbung (mit Fuchsin z. B.) aus dem übrigen Gewebe hervorheben. Es sind die ersten Anlagen der Pollensäcke und es scheint, dass die über einander liegenden zwei Reihen derselben gleich von Anfang an getrennt angelegt werden (s. Fig. 26). Bald nehmen sie die ovale Form an, die sie in reifen Blüthen haben, im Innern entstehen die Pollenmutterzellen, die in Tetraden die Pollenkörner erzeugen. Die Tapetenzellen konnte ich erst bei fast reifen Blüthen unterscheiden, in jüngeren sind sie den Zellen der Wand des Pollen-



Fig. 27. Die Pollenfächer (*p*) werden angelegt.

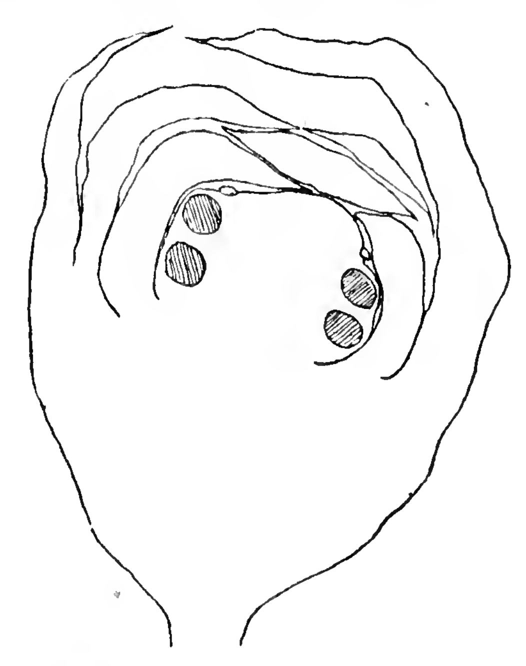


Fig. 28. Männliche Blüthe, wie sie etwa aus der Rinde hervorbricht.

sacks ganz gleich. Der Theil des Scheitels über den Antheren bildet sich zum Discus aus. An seinem untern breiten Rande, dicht über den Antheren, fällt auf beiden Seiten eines Längsschnittes eine Epidermiszelle durch ihre Grösse und intensivere Färbung auf. Sie werden zu den eigenthümlichen Haaren, die ich oben beschrieben habe (s. Fig. 28).

Wie unter den ausgewachsenen Blüthen fand ich auch unter den jüngeren manche mit einer Verwachsungsnaht in der Columna genitalis. Bei den jüngsten Stadien zeigt der Scheitel nur eine kleine Einsenkung, bei älteren fand ich schon eine Verwachsungsnaht. Sie kommt, analog wie der Fruchtknoten der ♀ Blüthen, offenbar so zu stande, dass eine oder wenige Zellen an der Spitze des Vegetationspunkts im Wachsthum zurückbleiben, während die umgebende Partie

des Scheitels weiter wächst. Es entsteht so zunächst ein kleines Grübchen, das aber sofort wieder geschlossen wird, indem die Ränder zusammenneigen. Die Zellen, welche an die Spalte angrenzen, zeigen dementsprechend eine epithelartige Anordnung. Je nachdem nun die Einsenkung des Scheitels sehr früh oder erst spät oder auch gar nicht mehr erfolgt, entstehen die Verhältnisse, wie wir sie bei ausgebildeten Blüthen finden. Zur Zeit, da die männlichen Blüthen die Rinde durchbrechen, sind ihre Pollensäcke schon ziemlich gross, aber noch nicht reif, ebenso fehlt noch der Annulus, der jetzt erst ausgebildet wird, während sich gleichzeitig die Columna genitalis noch bedeutend streckt. Die Blätter, die bis dahin über die Columna zusammengeneigt waren, breiten sich aus, die Blüthe ist fertig.

V. Der Thallus.

1. Verbreitung des Thallus.

Nach den vorstehenden Untersuchungen der Blüthen und Früchte wandte ich mich noch zu dem in die Wirthspflanze eingeschlossenen Theil des Parasiten, zum Thallus, wie ihn Solms nennt, und auf den ich oben schon kurz zu sprechen kam. In dem mir zur Verfügung stehenden Material fand ich den Pil. auf zwei verschiedenen Wirthspflanzen und zwar sind beide Leguminosen. Von der einen waren nur ältere Zweige vorhanden, die ich nicht näher untersuchte. Die andere, von der Blüthen vorhanden waren, bestimmte ich als eine Mimosa und in dieser habe ich den Verlauf des Thallus festgestellt. Nach dem höchst anpassungsfähigen Thallus schien es mir wahrscheinlich, dass Pil. ingae sicher noch auf mehreren Wirthspflanzen vorkommen würde. Graf Solms hat mir nun auch vor kurzem geschrieben, dass er eine Anzahl neuerdings gesammelter Exemplare von P. ingae auf den verschiedensten Leguminosen erhalten habe.

Verglichen mit andern Arten von Pilostyles hat der Thallus am meisten Aehnlichkeit mit dem von P. Blanchetii, den Graf Solms in seiner oben erwähnten Arbeit in den „Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle“ beschreibt (S. 261). Die einzelnen Thallusstränge sind nicht so stark wie bei P. aethiopica; selbst die stärksten von ihnen enthalten keine Gefässbündel, bestehen vielmehr durchweg nur aus parenchymatischen, immer etwa gleich grossen Zellen mit reichem Plasma und schönen Kernen. Die Unterscheidung des parasitischen Gewebes von dem des Wirths, die Solms immer Schwierigkeiten machte, ist mir sehr leicht geworden durch Färben der Präparate mit Jodgrünfuchsin. Das Fuchsin färbt die Zellen des

Parasiten mit ihrem reichen plasmatischen Inhalt ganz intensiv roth, die des Wirths nur schwach. Von den Wänden werden dagegen die des Wirths meist viel stärker grün gefärbt als die des Parasiten. Bei genügendem Auswaschen mit Jodlösung und absolutem Alkohol wird die Differenzirung noch besser. Auf Präparaten, die auf diese Art behandelt werden, kann man jede einzelne Zelle des Parasiten sofort als solche erkennen.

Macht man sich einen Querschnitt durch einen inficirten Mimosazweig, so dass gleichzeitig eine Blüthe des Pilostyles der Länge nach durchschnitten wird, so erhält man ein Bild von der Vertheilung des Parasiten im Wirth (s. Fig. 7 Taf. XX). Der grösste Theil des Thallus ist in Form unregelmässig umgrenzter Stränge von verschiedener Dicke in der secundären Rinde verbreitet. Die meisten derselben verlaufen in der Längsrichtung des Zweiges, aber sie stehen alle unter einander in Verbindung durch mehr schief verlaufende Stränge. Kleine, oft nur aus einer Zellenreihe zusammengesetzte Fäden dringen ferner in die Bastfasergruppen auf der Grenze der primären und secundären Rinde ein. Andere Stränge, die in der Nähe der Basis einer Blüthe hinziehen, stehen mit dieser in Verbindung, von der aus ausserdem ein starker „Senker“ durch das Holz bis ins Mark vordringt. Der ungefähr keilförmige Senker löst sich im Holztheil in einzelne Spitzen auf, die nicht alle bis ins Mark reichen. Sie führen theilweise Bündel von Tracheiden, die aber nie bis ins Mark eindringen, sondern vorher seitlich ausbiegen und direct an die leitenden Elemente der Wirthspflanze anschliessen. Die Gefässbündel vereinigen sich dann in der Blüthenbasis zu einem centralen Bündel, dessen weiteren Verlauf etc. wir oben verfolgt haben. Ausser den starken Senkern, die von der Basis der Blüthen entspringen, gibt es noch kleine, einreihige, die nicht direct mit einer Blüthe in Verbindung stehen. Auch sie dringen bis ins Mark vor, wo sie sich, ebenso wie die anderen, wieder mehr in der Längsrichtung hinziehen in Gestalt von unregelmässig hin- und hergeschlungenen, ein- oder mehrreihigen Fäden, aber nie zu so mächtigen Strängen werden, wie sie im Bastparenchym verlaufen.

Da, wo ein Senker das Cambium durchbrochen hat, hat dieses seine Thätigkeit eingestellt, und auch in der Nachbarschaft ist dieselbe bedeutend abgeschwächt. Daher sieht man auf dem Querschnitt in der Nähe des Senkers das Cambium stark nach innen gebogen und kann aus dem Verlauf dieser Linie ungefähr schliessen, zu welcher Zeit der Senker eingedrungen ist. Die kleinen Senker und ebenso die feinen Ausläufer der kräftigen Senker verlaufen immer in Mark-

strahlen, die Gefässe des Holzes sind nicht inficirt, wenigstens nicht in den Zweigen. Dagegen sah ich z. B. in Blattstielen Thallusfäden an Gefässen direct anliegen. Ganz frei von Mycelfäden fand ich überall die primäre Rinde. In einem jungen Zweig, in welchen der Parasit eben einzudringen begann, waren Thallussträge nur im Siebtheil, dagegen war das Mark noch frei davon. Hier waren die Markzellen noch voll Stärke, während sie in den Aesten, die stark mit Blüthen besetzt sind und deren Mark ganz von Thallusfäden durchsetzt ist, nur meist relativ wenig Stärke enthalten. Diese bildet offenbar die Hauptnahrung des Parasiten, und es ist erklärlich, dass die Blüthen sich durch die Senker direct mit dieser Nahrungsquelle in Verbindung setzen.

Ganz ähnlich wie in den Zweigen verlaufen die Thallusstränge in den Blatt- und Blüthenstielen, nur sind sie entsprechend schwächer. Schlechte Ernährung bringt es wohl mit sich, dass die Blüthen ebenso wie die Senker hier schwächer entwickelt sind als am Spross. Einzelne Fäden konnte ich bis in das Blüthenköpfchen der Mimosa verfolgen, ebenso wie ich ganz dünne Fäden bis nahe an den Vegetationspunkt eines Zweiges vorgedrungen sah. In diesen jungen Geweben war die Unterscheidung von Wirth und Parasit schwieriger, da auch die Wirthszellen mit ihrem noch reichen Plasma sich stark mit Fuchsin färben. Immerhin gelingt eine Differenzirung durch öfteres Auswaschen mit absol. Alkohol, da die Parasitenzellen das Fuchsin ungemein festhalten.

2. Wachsthum des Thallus.

Hatte ich so die Verbreitung des intramatrikalen Thallus festgestellt, so war eine weitere Frage die, auf welche Weise derselbe innerhalb der Wirthspflanze wächst, oder mit anderen Worten, wie er sich seinen Weg bahnt.

In der Litteratur fand ich Untersuchungen über diese Frage nur in einer Arbeit von Dr. Ferd. Scharr: „Ueber den Bau des Thallus von Rafflesia Rochussenii Teysm. Binn.“ in Sitzungsberichte der K. Akademie Wien 1898. Dr. Scharr kommt zu dem Resultat, dass der Thallus mechanisch, vielleicht auch durch Abscheidung geeigneter Lösungsmittel, die Membranen der Wirthszellen spaltet und nur die Intercellularen erfüllt. Ausserdem fand er sehr selten haustorienartige Bildungen, wo die Wände von Wirth und Parasit innig mit einander verschmolzen und auch verdünnt waren. Niemals aber fand er Perforationen der Wirthszellen und Thallusfäden innerhalb derselben.

Auch der Thallus von Pil. ingae ist gegen das Gewebe des Wirthes immer scharf durch eigene Wände abgegrenzt, und im Allgemeinen sieht man auf einem Querschnitt das Mycelium die Intercellularräume erfüllen, d. h. also, die Thallusfäden ziehen zwischen den Zellen des Wirths hindurch und diese selbst enthalten keine Zellen des Parasiten. Sehr häufig fand ich ferner die Wände der Wirthszellen an den Stellen, wo sie an parasitische Zellen grenzten, eingedrückt und verdünnt, da und dort waren sie sogar an den betreffenden Stellen überhaupt nicht mehr vorhanden. Es fragte sich nun, ob die Räume, die der Thallus einnimmt, nur erweiterte Intercellularräume sind, oder ob es auch vorkommt, dass sie vom Thallus erst durch Verdrängen von Zellen gebildet werden. Man neigt schon bei Betrachtung eines Querschnitts zu der letzteren Annahme. Das Mark des Wirths besitzt nicht sehr grosse Intercellularen, sie sind wenigstens nie so gross, dass der Thallus ohne Weiteres darin wachsen könnte. Dieser muss also die Intercellularräume erst erweitern, und man sollte erwarten, dass neben den Thalluszellen immer oder wenigstens häufig die Wände der Wirthszellen eingedrückt worden seien. Es kommt dies auch, wie ich schon eben erwähnte, ziemlich häufig vor. Andererseits findet man aber häufig ein- oder mehrreihige Fäden, die gerade einen Raum einnehmen, der einer Zelle des Wirths entspricht und in deren Umgebung die Wirthszellen völlig intakt erscheinen. Ferner zeigen z. B. die einreihigen Senker ganz und gar die Form von Markstrahlen. Solms spricht darum einmal von einer „Identificirung“ des Thallus mit dem Wirth und diese ist die Ursache, warum beide so schwer zu unterscheiden sind.

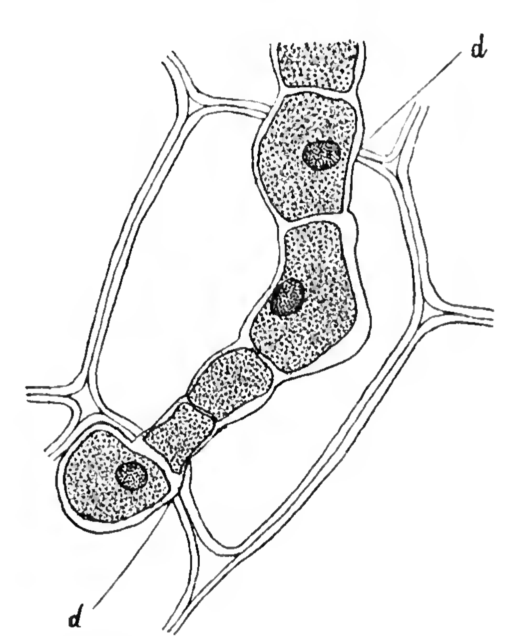


Fig. 29. Thallusfaden in einer Markzelle; bei *d* Durchbruchsstellen.

Um jedoch die Annahme, dass der Thallus in Wirthszellen eindringe, sicher zu stellen, war es nöthig, den Parasiten da aufzusuchen, wo er eben in Gestalt der feinen einreihigen Fäden eindrang. Am besten eignete sich dazu das Mark, in welchem sich die durch die Senker eingedrungenen Thallusfäden auszubreiten anfingen. Es gelang mir nun, Längsschnitte durch ein solches zu erhalten. Auf diesen fand ich verschiedene Fälle, wo ein einreihiger Thallusfaden durch die Markzellen hindurchwuchs. Die Zellwand war an der Eintritts- wie auch an der Austrittsstelle durchbrochen (s. Fig. 29). In Fig. 12 der

Tafel XX sieht man ausserdem, dass auch Intercellularen erweitert werden und in diese ebenfalls Fäden vordringen. Ich möchte nun nicht entscheiden, welche der Fäden am häufigsten vorkommen, die, welche in Intercellularen wachsen, oder die, welche in Zellen eindringen; denn wenn die Membran der befallenen Wirthszelle aufgelöst wird, was ich für wahrscheinlich halte, so zeigt uns nichts mehr die ursprünglichen Verhältnisse an, sondern der Faden scheint einfach in einem etwas weiteren Intercellularraum zu liegen. Es erübrigt noch, zu erklären, wie die starken Stränge zu stande kommen, wie sie besonders in der secundären Rinde verbreitet sind. Da und dort sieht man sie zwar umgeben von zusammengedrückten Zellen des Wirths, so dass anzunehmen ist, dass dadurch Raum für die Stränge geschaffen wurde, dass das Gewebe des Wirths gepresst wurde. Häufiger ist

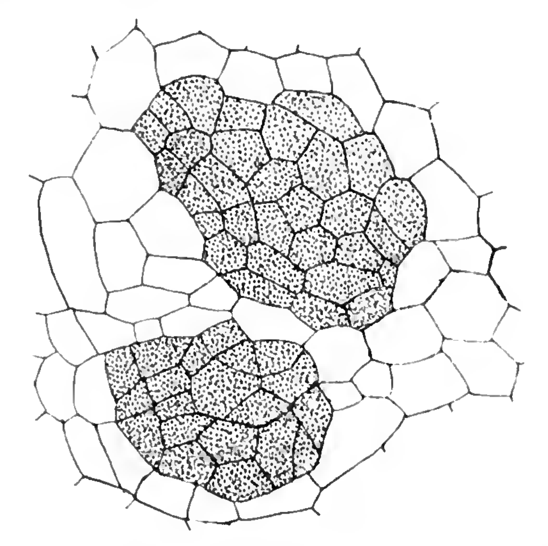


Fig. 30. Querschnitt zweier Thallusstränge aus der secundären Rinde.

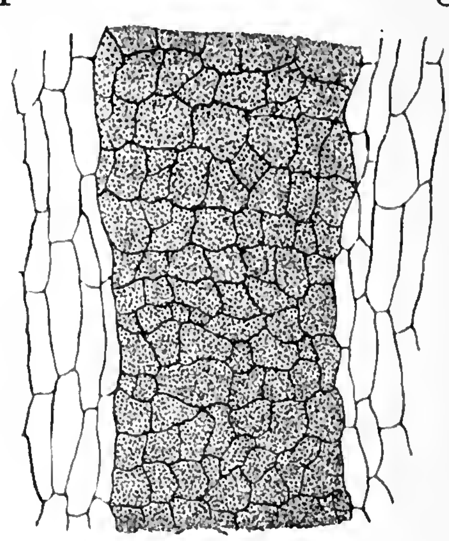


Fig. 31. Längsschnitt eines solchen Strangs; zeigt die etagenartige Anordnung seiner Zellen.

dies jedoch nicht der Fall, sondern meist sind die an die Stränge grenzenden Zellen des Wirths durchaus unverändert (s. Fig. 30). Ich möchte dies so erklären, dass der Parasit als dünner Faden in das Gewebe eingedrungen ist und sich dann entsprechend dem Wachsthum desselben durch Theilung verdickt hat, ganz als ob er ein Theil des Wirthes wäre. Auf Längsschnitten sieht man daher die Zellen der Stränge in Stockwerken angeordnet, die aus je einer Zelle durch Längstheilung entstanden sind (s. Fig. 31). Ganz ähnlich verlängern sich auch die Senker entsprechend der Zunahme des Holzkörpers, den sie durchsetzen.

Alle Zweige der Mimosa, die ich zur Untersuchung hatte, trugen zum ersten Male Blüthen des Parasiten, so dass ich nicht entscheiden konnte, ob an einem und demselben Spross mehrmals Blüthen hervorbrechen können. Es scheint mir das indessen sehr unwahrscheinlich, zudem auch Graf Solms von Pil. ingae ausdrücklich angibt: „auf jüngeren Zweigen einer Inga“. Ich habe schon oben gesagt, dass die

Blüthen oft die Rinde nicht zu durchbrechen vermögen und deshalb zu Grunde gehen. Daher werden sie noch viel weniger die dickere Rinde älterer Zweige sprengen können. Vielmehr glaube ich, dass, nachdem die Blüthen an den einjährigen Zweigen abgefallen sind, die Durchbruchsstellen durch Wundkork geschlossen werden. Der Thallus wird in diesen älteren Zweigen nach und nach zusammengedrückt werden, dagegen in gleichem Maasse, als junge Zweige gebildet werden, in diese eindringen und mit ihnen heranwachsen. Erst an diesen Zweigen entstehen dann wieder Blüthen. Auf diese Weise bleibt der Parasit immer auf die jungen Theile des Wirths beschränkt, die dem Durchbruch der Blüthen keinen zu grossen Widerstand entgegensetzen. Dabei fragt es sich allerdings, ob ein Zweig eine wiederholte Blüthenbildung des Parasiten aushält oder ob er nicht vorher an der Infection zu Grunde geht. Diese Frage wird jedoch, wie so manche andere, die ich oben gestreift habe, wohl erst am lebenden Material entschieden werden können.

VI. Zusammenfassung und Schluss.

Die vorstehenden Untersuchungen haben zunächst ergeben, dass Pilostyles ingae eingeschlechtige Blüthen hat, die von einer Hülle aus drei vierblättrigen Wirteln umgeben sind. Während in der weiblichen Blüthe nur ein Kreis von Geschlechtsblättern vorhanden ist, haben wir in der männlichen ausser dem Antherenring noch den Rest des Fruchtknotens in Gestalt des centralen Theils der Columna genitalis.

Betreffs der Blüthenentwickelung ist sicher das überraschendste Resultat dies, dass die Blüthen exogen entstehen, was im Widerspruch steht mit allem, was wir seither über die Blüthenentwickelung der Rafflesiaceen wussten. Weiter ergibt die Entwickelung der weiblichen Blüthe, dass der Fruchtknoten von Pilostyles nicht mit dem von Rafflesia, wohl aber mit dem von Cytinus z. B. verglichen werden kann.

Schliesslich möchte ich noch auf einen Gedanken zurückkommen, den Graf Solms in seiner Arbeit in den „Abhandl. d. naturf. Ges.“ Bd. XIII pag. 271 ausspricht. Er will auf die fundamentale Gleichartigkeit in Entwickelung und Aufbau der Ernährungsorgane der phanerogamischen Parasiten aufmerksam machen und in ihnen gleichwerthige Thallusgebilde erblicken, die denen der Thallophyten durchaus analog sind. Diese Anschauungsweise, glaube ich, erhält noch mehr Berechtigung im Hinblick auf die Art und Weise, wie sich der Thallus von Pilostyles ingae im Wirth verbreitet, die ganz ähnlich ist wie bei manchen auf Pflanzen schmarotzenden Pilzen.

Zum Schluss sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. Goebel, in dessen Institut die Arbeit ausgeführt wurde, für die freundliche Ueberlassung des so seltenen und kostbaren Materials, wie auch für die mir bei der Ausführung der Arbeit gegebene Anleitung meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Litteratur.

1. Engler-Prantl, Die nat. Pflanzenfamilien III. Theil, 1. Abth. 1. Hälfte: Die Rafflesiaceen v. Graf Solms.
2. Das Pflanzenreich. Herausgegeben von A. Engler, 5. Heft (IV 75 u. 76): Rafflesiaceae und Hydnoraceae von Hermann Graf z. Solms-Laub.
3. Hermann Graf zu Solms-Laub., Ueber den Thallus von Pil. Hausknechtii. Bot. Ztg. 32. Jahrg. 1874, Nr. 4 u 5.
4. — — Ueber den Bau der Samen in den Familien der Rafflesiaceen u. Hydnoraceen. Bot. Ztg 32. Jahrg., 1874, Nr. 22—25.
5. — — Ueber den Bau und die Entwickelung parasitischer Phanerogamen. Pringsheim's Jahrbücher. VI.
6. — — Das Haustorium der Loranthaceen und der Thallus der Rafflesiaceen und Balanophoreen, in den Abhandl. d. naturf. Ges. z. Halle Bd. XIII, 3, 1877.
7. — — Die Entwickelung der Blüthe bei Brugmansia Zippelii und Aristolochia Clematitis, in Bot. Ztg. XXXIV (1876).
8. — — Die Entwickelung des Ovulum und des Samens bei Rafflesia und Brugmansia. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg Suppl. II. 1898.
9. Flora brasiliensis IV. 2. 125 t. 27 (Fig. 11, 12).
10. Ferd. Scharr, Ueber den Bau des Thallus von Rafflesia Rochussenii. Sitz.-Ber. der Akad. Wien, 1898, Abth. I.
11. K. Goebel, Organographie der Pflanzen, II, 2.

Erklärung der Figuren der Tafel XX.

Fig. 1. Offene männliche Blüthe, an der ein Blatt (vorn) abgeschnitten ist, um die Columna genitalis zu zeigen.

„ 2. Weibliche Blüthe. *n* Narbe.

„ 3. Eiapparat. *s* Synergiden, *c* Eizelle, *e* Endospermkern, *a* Antipoden.

„ 4. Ein Nucellus mit Embryosack, in dem sich die Eizelle *e* zu theilen beginnt. Sie besitzt zwei Kerne und umgibt sich gerade mit einer Membran. Die zwei Synergiden (*s*) haben gequollene Membranen. Der Endospermkern hat sich in zwei Kerne getheilt (*k*). *a* Antipoden. Die vorderen Zellen (*n*) des Nucellus sind in die Mikropyle eingedrungen.

„ 5. Längsschnitt eines jungen Samens mit vierzelligem Embryo (*e*). Die Mikropyle ist verschlossen. *k* die Endospermkerne. Die harte Samenschale beginnt sich auszubilden; die Zellen *s* haben schon verdickte Wände.

„ 6. Längsschnitt eines fast reifen Samens. *e* Embryo, *k* das einschichtige Endosperm; die kleinen Zellen k_1 werden bei der Reife vollends ganz verdrängt; *s* die harte Samenschale, *h* dünnes Häutchen über der harten Samenschale, aus dem äusseren Integument hervorgegangen.

„ 7. Theil eines Querschnittes durch einen Zweig der Mimosa mit einer Blüthe von Pil. ingae. *b* Basis der Blüthe mit einem Senker (*S*) bis ins Mark (*m*) des Zweiges reichend, seitlich in Verbindung mit den Strängen (*p*), die in der secundären Rinde sich hinziehen. (*s*) kleiner Senker, *k* Sklerenchym, *r* primäre Rinde.

„ 8. Junge Anlage einer Blüthe. *v* Vegetationskegel, *s* Senker; sonst wie bei 7.

„ 9. Aeltere Blüthe, an der schon einige Blätter angelegt sind. Der Senker (*S*) ist bis ins Mark gewachsen, wo sich das Mycelium jetzt auch verbreitet. Der Zusammenhang dieser Stränge mit dem Senker ist nur durch den Schnitt unterbrochen, weil der Faden nicht in der Schnittebene blieb.

„ 10. Einreihiger Senker, der in einem Markstrahl ins Mark (*m*) verwachsen ist.

„ 11. Theil d. Mycels im Mark quergeschnitten. *m* Markzelle, d. Wand eingedrückt ist.

„ 12. Ein Thallusfaden durch Markzellen gewachsen. Bei *d* sind die Zellwände durchbrochen, bei *e* stark verdünnt; die Zellen *i* wachsen in Intercellularen.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
n
a
s
e
k
d
c
i
m
p
sR
h
b
r

Morphologische und biologische Bemerkungen.

Von
K. Goebel.

13. Ueber die Pollenentleerung bei einigen Gymnospermen.

Hierzu 13 Abbildungen im Text.

Bei der Besprechung der Sporangiengestaltung in der „Organographie der Pflanzen“ (pag. 755, 760 ff.) habe ich darzulegen versucht dass die Art und Weise, wie die Sporangien sich öffnen, insofern „erklärlich“ sei, als sie in Beziehung stehe zur Gestalt und zur Lage der Sporangien. Die Oeffnung erfolgt so, dass die Sporenverbreitung gesichert erscheint. Demgemäss liess sich z. B. nachweisen, dass die Abweichung, welche die Sporangien von Lycopodium inundatum betreffs der Lage der Oeffnungsstelle der grossen Mehrzahl der andern Lycopodium-Arten gegenüber zeigen, bedingt wird durch die eigenartige Lage derselben: die Sporangien öffnen sich nicht — wie die der übrigen Arten — durch einen auf dem Scheitel verlaufenden Längsriss, sondern durch eine Spalte, die man fast als Querspalte bezeichnen könnte. Ganz analoge Erscheinungen kommen nun bei den Mikrosporangien der Nadelhölzer vor. So wird als diagnostischer Unterschied zwischen Picea und Abies öfters angegeben, dass die Pollensäcke von Picea sich mit einem Längsriss öffnen, die von Abies mit einem Querriss. Ich habe in der Litteratur vergebens nach einem Hinweis darauf gesucht, womit diese Differenz zusammenhänge; die Frage ist nicht nur nicht beantwortet, sondern überhaupt nicht aufgeworfen worden. Auch die Abbildungen geben darüber keinen Aufschluss, weil sie, wie unten gezeigt werden soll, vielfach die Natur auf den Kopf stellen und das, was unten liegt, als nach oben gekehrt zeigen. Dass indes auch hier zwischen der Oeffnungsweise und der Gestalt und Lage der Sporangien Beziehungen vorhanden sein werden, habe ich vermuthungsweise (a. a. O. pag. 782) ausgesprochen. Die Untersuchung bestätigte die Richtigkeit der Vermuthung, zeigte aber auch, dass über die Oeffnungsweise der Pollensäcke vielfach in der Litteratur unzutreffende Angaben vorliegen. Es wird deshalb nicht überflüssig sein, die Art und Weise, wie die Pollenentleerung erfolgt, an einigen Beispielen zu besprechen. Die Cupressineen können dabei ausser Betracht bleiben. Sie haben kleine, annähernd kugelige Pollensäcke, die auf der dem Sporophyll abgekehrten

Seite sich öffnen. Je kleiner die Pollensäcke sind, desto weniger wird es im Allgemeinen erforderlich sein, besondere Einrichtungen zur Entleerung der Pollensäcke zu treffen. So haben denn z. B. die männlichen Blüthen von Cupressus Lawsoniana keine bestimmte Orientirung zum Horizont, ihre Achse — wenigstens bei den von mir untersuchten Exemplaren — behält die Richtung bei, welche die vegetativen Zweige, an deren Ende sie stehen, besitzen. Anders ist es, wie gezeigt werden soll, bei einigen Abietineen. Sie seien deshalb zunächst etwas ausführlicher erörtert.

Abietineen.

a) Die Entleerung der Pollensäcke erfolgt durch eine Längsspalte.

Hierher gehört zunächst Pinus. Bekanntlich sind hier die männlichen Blüthen rings um die Zweigoberfläche vertheilt, die Blüthenachse steht meist schief aufrecht, die Sprosse, an denen die männliche Blüthen stehen, sind zur Zeit der Pollenentleerung noch aufgerichtet (orthotrop); da die zwei langgestreckten Pollensäcke auf der Unterseite des Staubblattes liegen, so ist ohne Weiteres klar, dass die Oeffnung der Pollensäcke durch eine Längsspalte die zweckmässigste ist, der Pollen gelangt dadurch auf kürzestem Wege aus den Pollensäcken in das Freie. Eine Beziehung der Grösse der Blüthen zu ihrer Stellung scheint aus der Betrachtung der verschiedenen Pinus-Arten hervorzugehen. Die männlichen Blüthen von Pinus silvestris sind verhältnissmässig klein, die Streckung ihres Stieles und damit ihrer Aufrichtung bei der Entfaltung ist eine unbedeutende. Der Pollen wird übrigens auch bei horizontaler Stellung der Blüthen leicht entleert. Die viel grösseren Blüthen von P. austriaca haben einen längeren Stiel und eine ausgesprochene Aufrichtung.

Schon bei Pinus lässt sich beobachten, dass die Pollensäcke etwas schief zur Längsachse des Staubblattes verlaufen und vorne breiter sind, als hinten; demgemäss fällt auch die Oeffnungslinie nicht ganz mit der Längsachse der Staubblätter zusammen. Auffallender ist dies bei

Picea excelsa. Die männlichen Blüthen der Fichte gehen theils aus den Endknospen von Seitenzweigen hervor (namentlich bei schwachwüchsigen Trieben scheint dies der Fall zu sein), theils stehen sie auf den Flanken der Triebe, namentlich im vorderen Theile derselben. Aber auch unmittelbar über der Basis des Jahrestriebes trifft man öfters einen Kranz von männlichen Blüthen. Während diese sonst auf den Flanken der Sprossachse sitzen, trifft man hier auch auf der Unterseite eine oder die andere an. Aber diese Stellung ist

bei weitem weniger häufig als die flankenständige. Beim Aufblühen streckt sich die Blüthenachse und krümmt sich nach aufwärts; namentlich an hängenden Zweigen tritt dies deutlich hervor. Ich halte es nicht für überflüssig, eine Abbildung zu geben (Fig. 1), schon des Vergleichs mit den Tannen halber, aber auch deshalb, weil in der Litteratur darauf nicht geachtet geworden zu sein scheint.[1]) Allerdings ist die Aufrichtung der männlichen Blüthen keine so präcise wie bei den weiblichen, manche erreichen die Verticalstellung nicht,

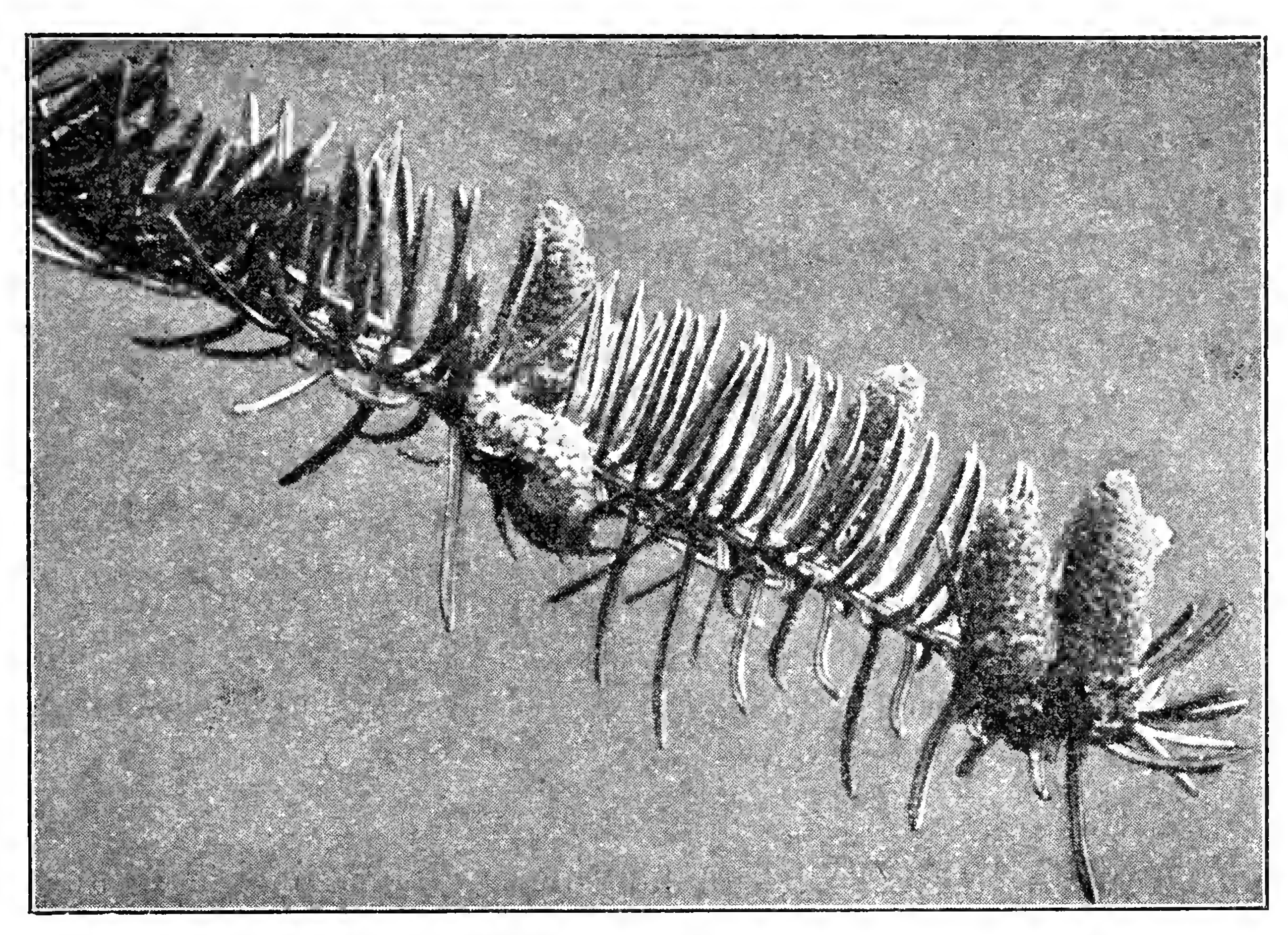


Fig. 1. Picea excelsa. Zweig mit männlichen Blüthen in natürlicher Lage. Etwas verkleinert. Eine männliche Blüthe war abnorm und ist deshalb nicht, wie die andern, aufgerichtet; eine andere, auf der Zweigunterseite stehende, stiess an den Zweig und wurde dadurch an der Aufrichtung verhindert.

sondern bleiben mehr oder weniger schief, und unter ungünstigen Verhältnissen kann ein Stäuben auch an den Blüthen eintreten, welche ihre ursprüngliche (bei den meisten annähernd horizontale) Lage beibehalten haben. Aber wie die Beobachtung zahlreicher Exemplare zeigte, ist die Aufrichtung der Blüthen doch der normale Vorgang.

1) In der Abbildung von Hempel und Wilhelm (Bäume und Sträucher des Waldes, Taf. I Fig. 2) sind die männlichen Blüthen noch nicht geöffnet und haben deshalb die horizontale Stellung der Knospenlage. Ganz misslungen sind die Abbildungen bei Beissner. (Nadelholzkunde Fig. 99, 4 u. 5). In Engler-Prantl (Natürl. Pflanzenfamilien, Coniferen, Fig. 34) sind die männlichen Blüthen mit der Spitze nach abwärts gerichtet gezeichnet (Wiedergabe einer Willkomm-schen Abbildung).

Auch bei Picea alba tritt, meist weniger ausgesprochen als bei P. excelsa, die Aufwärtskrümmung ein. Bei älteren Blüthen erschlafft die Blüthenachse, die Blüthe hängt dann oft passiv nach unten; wie sehr aber die Aufrichtung „angestrebt" wird, erweist sich auch dadurch, dass sie zuweilen ausgeführt wird nicht, wie dies gewöhnlich geschieht, durch den unteren, staubblattleeren Theil der Blüthenachse, sondern weiter oben im staubblattbesetzten Theile (so bei einem vom Sturm umgerissenen Baume, bei welchem der untere Theil der Blüthenachse wahrscheinlich aus irgend einem Grund im Wachsthum gehemmt und deshalb zur Ausführung der negativ geotropischen Krümmung nicht geeignet war). Die Antheren öffnen sich mit einer Längsspalte, aber diese verläuft schief zur Medianebene der Staubblätter, wie namentlich bei Betrachtung derselben von vorne deutlich hervortritt (Fig. 2).

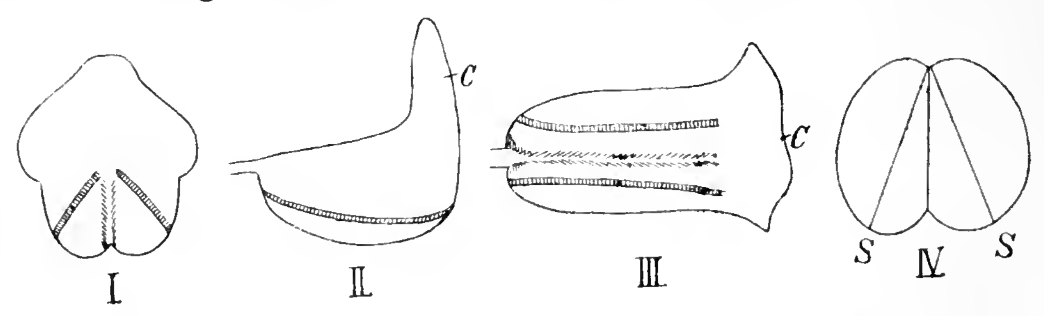


Fig. 2. Staubblätter von Picea excelsa. Vergr. Schema des Verlaufs der Aufrissstelle, letztere durch Schraffirung angedeutet. I von vorne, II von der Seite, III von unten, IV Schema für die Lage der Pollensäcke im Querschnitt gedacht. *S* Symmetrieebene derselben.

Die Pollensäcke sind hinten schmäler als vorn, das Staubblattende (mit seinem „Kamme" *c* Fig. 2) ist annähernd in einem rechten Winkel nach oben gebogen; an dieser Aufbiegung nimmt auch das vordere breitere Ende der Pollensäcke meist noch Theil. Betrachtet man dies von vorne, so tritt die schiefe Stellung der Aufsprungslinien ohne Weiteres hervor. An solchen Staubblättern, an denen die Pollensäcke an der Aufbiegung nicht theilnehmen, tritt der schiefe Verlauf viel weniger, zuweilen gar nicht hervor; man kann auch sagen: die Pollensäcke springen längs ihrer Scheitellinie auf, sind aber schief zum Staubblatt orientirt (vgl. die schematische Fig. 2 IV). Da sie mit einander paarweise vereinigt sind, ergibt sich daraus ohne weiteres, dass die Aufspringlinie der Scheidewand genähert verlaufen und auf der anderen Seite den angegebenen Verlauf haben muss. Durch diesen Verlauf wird der Pollensack seiner grössten Tiefe nach längs geöffnet. Die Spalten klaffen weit auf, da die Wand der Pollensäcke stark schrumpft. Von vorn betrachtet (d. h. von der „Crista" her), ist die obere Hälfte der Pollensackwand dann annähernd in horizontaler, die untere in verticaler Stellung. Es ist klar, dass der Pollen leicht herausfallen kann.

Ich habe auf den schief zur Medianebene des Sporophylls gerichteten Verlauf des Aufspringens hier besonders hingewiesen, weil sich aus dem Folgenden ergeben wird, dass bei den Abietineen die Differenzen in der Art des Aufspringens nicht so beträchtlich sind, als die meisten Litteraturangaben erwarten liessen; sie lassen sich alle auf einen „Typus“ zurückführen, den der Schiefstellung.

Wir sehen also bei Pinus und bei Picea, dass die Pollensäcke sich durch eine Längsspalte öffnen und dass diese bei der entfalteten Blüthe „typisch“ nach abwärts gerichtet ist.

b) Entleerung durch schiefe oder quer verlaufende Spalten.

A. Larix. Hier ist zunächst die Richtung der männlichen und der weiblichen Blüthen zu erörtern. Merkwürdigerweise findet man auch darüber in der Litteratur in Bild und Schrift vielfach unrichtige oder mangelhafte Angaben. Zwar dass die weiblichen Blüthen [1]) ihre Spitze nach oben kehren, ist der Beobachtung nicht entgangen. Sie sind ausgesprochen negativ geotropisch, wo sie auch entspringen mögen, ob an einem horizontalen oder einem hängenden Zweig, stets krümmt sich im Frühjahr der Blüthenstiel scharf nach oben, nicht selten stösst die Spitze der Blüthe dabei gegen die Zweigoberfläche an, die erstere erhält dann einen tiefen Eindruck, ein Beweis dafür, dass eine energische geotropische Krümmung stattfindet.

Wie ist es aber mit den männlichen Blüthen?

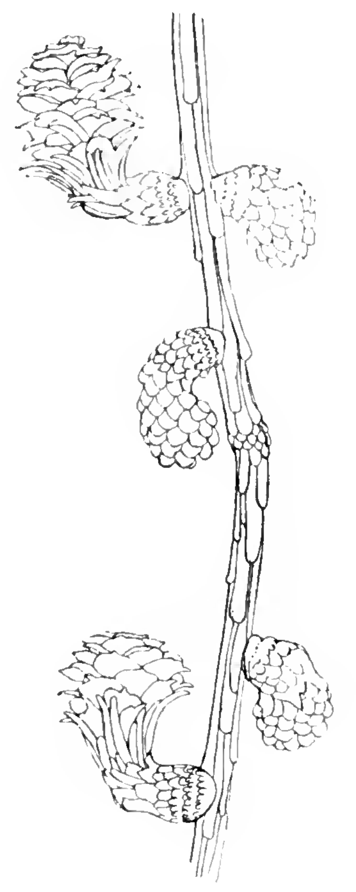
Richard [2]), dessen schöne, vielfach in der Litteratur benützte Abbildungen sonst so naturgetreu sind, zeichnet (a. a. Pl. 13 Fig. 4) einen Lärchenzweig, bei dem die weibliche Blüthe vertical steht. Von den männlichen ist eine vertical, eine fast horizontal, zwei bilden mit der Verticale einen Winkel von etwa 45°. Dies ist, wenn man nicht ein Versehen annehmen will, nur dadurch erklärlich, dass man annimmt, dass die nicht verticalen Blüthen entweder zu jung oder in der Entwickelung gestört waren; normale männliche Blüthen fand ich stets nach abwärts gerichtet. In den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ ist nach Willkomm eine Abbildung eines blühenden Larixzweiges wiedergegeben, bei welchem die männlichen Blüthen auch annähernd horizontal sind. Eine richtige Abbildung findet sich z. B. bei

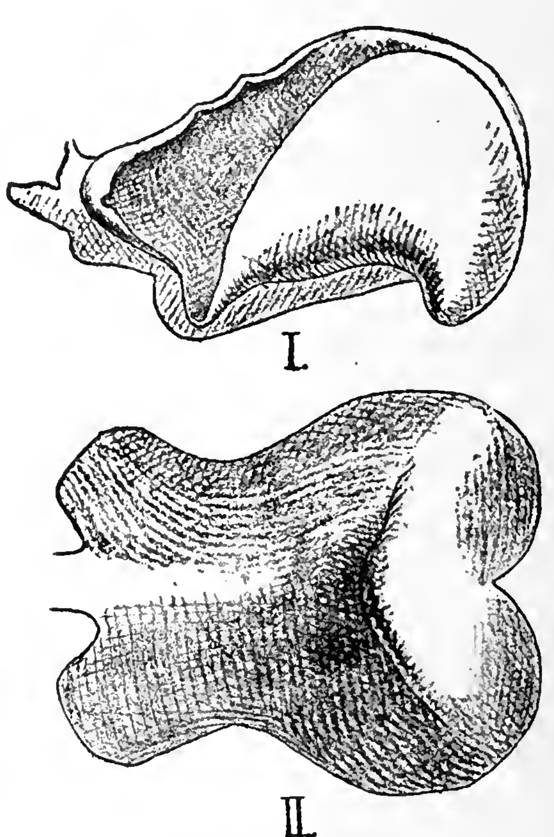
1) Ich bezeichne hier die Zapfen der Einfachheit halber als Blüthen, da die bekannte morphologische Streitfrage hier nicht in Betracht kommt

2) L. C. Richard, Commentatio botanica de Coniferis et Cycadeis. Stuttgart 1826.

Hempel und Wilhelm[1]), aber das, worauf es hier ankommt, ist auch in diesem Buche übersehen, denn im Text (pag. 110 Fig. 54 *c*) wird die Oberansicht eines Staubblattes als Unteransicht gegeben!

Die Sache ist einfach die, dass die männlichen Blüthen positiv geotropisch sind, also ihre Spitze nach abwärts kehren. Zwischen männlichen und weiblichen Blüthen ist also eine auffallende Verschiedenheit in der geotropischen Reaction vorhanden; erstere sind negativ, letztere positiv geotropisch. Es wird dies aus Fig. 3, die ein Stückchen eines hängenden Zweiges darstellt, ohne Weiteres hervorgehen. Man kann sich auch leicht experimentell von der Thatsache überzeugen; es ist, wie erwähnt, sonderbar, dass sie so oft übersehen wurde.





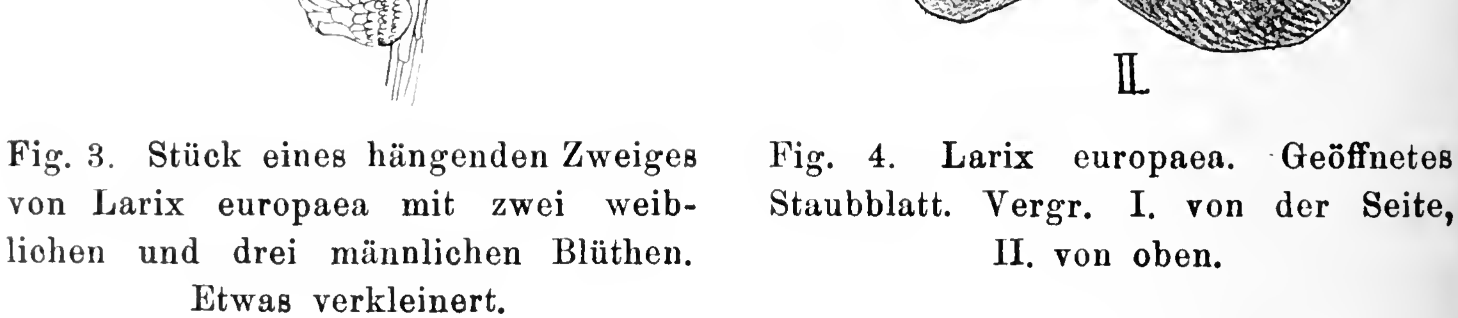


Fig. 3. Stück eines hängenden Zweiges von Larix europaea mit zwei weiblichen und drei männlichen Blüthen. Etwas verkleinert.

Fig. 4. Larix europaea. Geöffnetes Staubblatt. Vergr. I. von der Seite, II. von oben.

Mit der inversen Lage der männlichen Blüthe steht nun die Oeffnungsweise der Staubblätter in innigstem Zusammenhang. Wenn die Pollensäcke aufspringen würden, wie die von Pinus, so würden die Pollenkörner nur schwer vollständig entleert werden. Die Oeffnungsstellen wären dann ja nach oben gekehrt. Statt dessen sehen wir, dass der Oeffnungsriss schief zur

1) Hempel und Wilhelm, Die Bäume und Sträucher des Waldes I. Taf. III Fig. 3.

Längsachse des Pollensackes ansetzt. Sein Verlauf ist an der ungeöffneten Anthere am leichtesten zu constatiren, da hier, wie in andern Sporangien, die Oeffnungsstelle durch die Gestaltung der Zellen vorgebildet ist. Die Sporangien-(Pollensack-)Wand wird dadurch in eine kleinere, obere [1]) und eine grössere untere Hälfte zerlegt. Wenn beim Austrocknen die Sporangienwand schrumpft, entsteht das in Fig. 4 I dargestellte Bild. Der Riss klafft hier weit auf, die Wand des Sporangiums aber hat sich so gestaltet, dass sie einen nach unten führenden „Ausguss" liefert, durch welchen die Pollenkörner nach unten rollen. Ein Wegschleudern findet nicht statt.

Es ist also deutlich, dass die abweichende Art des Aufspringens mit der Lage der Pollensäcke in Verbindung steht. Sie ermöglicht bei der (Pinus gegenüber) inversen Lage der Pollensäcke deren rasche Entleerung. Thatsächlich erfolgt auch die Pollenentleerung und Bestäubung bei Larix in überraschend kurzer Zeit. Wenigstens war es so in diesem, für hiesige Verhältnisse allerdings abnorm schönen ersten Frühjahr.

Es fragt sich, ob die soeben nachgewiesene Beziehung auch anderwärts sich findet; dass dies in der That der Fall ist, zeigt

B. Abies. Auch hier zunächst einige Angaben aus der Litteratur, die, wie bei Larix, zeigen sollen, wie wenig Beachtung man den hier erörterten Beziehungen zwischen Gestalt und Function geschenkt hat.

Im Strasburger-Noll-Schenck-Schimper'schen Lehrbuch wird eine aufrechte Blüthe (in Wirklichkeit sind alle männlichen Abiesblüthen, wie weiterhin gezeigt werden soll, nach abwärts gerichtet) von Abies alba (nach Berg und Schmidt) abgebildet und angegeben: Die Pollensäcke springen „unterseits mit je einem Längsspalt auf", zu welch letzterer Angabe freilich die Abbildung nicht stimmt. In den „Natürlichen Pflanzenfamilien" (a. a. O. pag. 82 Fig. 39 *o*) wird die Oeffnung durch eine Querspalte abgebildet; eine solche gaben auch Hempel und Wilhelm, sowie manche Floren an, ebenso Lürssen (Handbuch der systemat. Botanik II p. 105), welcher (Fig. 24 *a*) ein Staubblatt in verkehrter Stellung zeichnet, wahrscheinlich durch die Analogie mit Pinus und Picea veranlasst, wo die Pollensäcke allerdings nach unten liegen. Bei Abies ist dies aber nicht der Fall. Untersucht wurde zunächst Abies Nordmanniana, von der ich durch die Güte meines Collegen Mayr Material aus dem dendrologischen Garten in Grafrath erhielt. Die Vertheilung der

1) „Oben" und „unten" wird hier stets in Beziehung zum Horizont, nicht in morphologischem Sinne gebraucht.

Blüthen ist hier sehr charakteristisch. Bekanntlich sind die Seitensprosse der Tannen viel ausgeprägter dorsiventral, als z. B. die der Fichten. Diese Dorsiventralität spricht sich auch in der Stellung der Blüthen aus. Weibliche Blüthen entspringen aus der Oberseite der Zweige, männliche auf der Unterseite und den Flanken. Die auch hier negativ geotropischen Blüthenachsen der weiblichen Zapfen brauchen also keine Krümmung auszuführen, um nach oben zu wachsen. Die männlichen Blüthen sind auch hier mit der Spitze abwärts gewendet, wahrscheinlich also, wie bei Larix, positiv geotropisch, übrigens würden sie ja auch, wenn sie gar nicht geotropisch sind, doch der Hauptsache nach nach unten gekehrt sein.

Die Aufsprungslinie verläuft weder längs noch quer, sondern schief zur Längsachse der Pollensäcke, ganz ähnlich wie bei Larix.

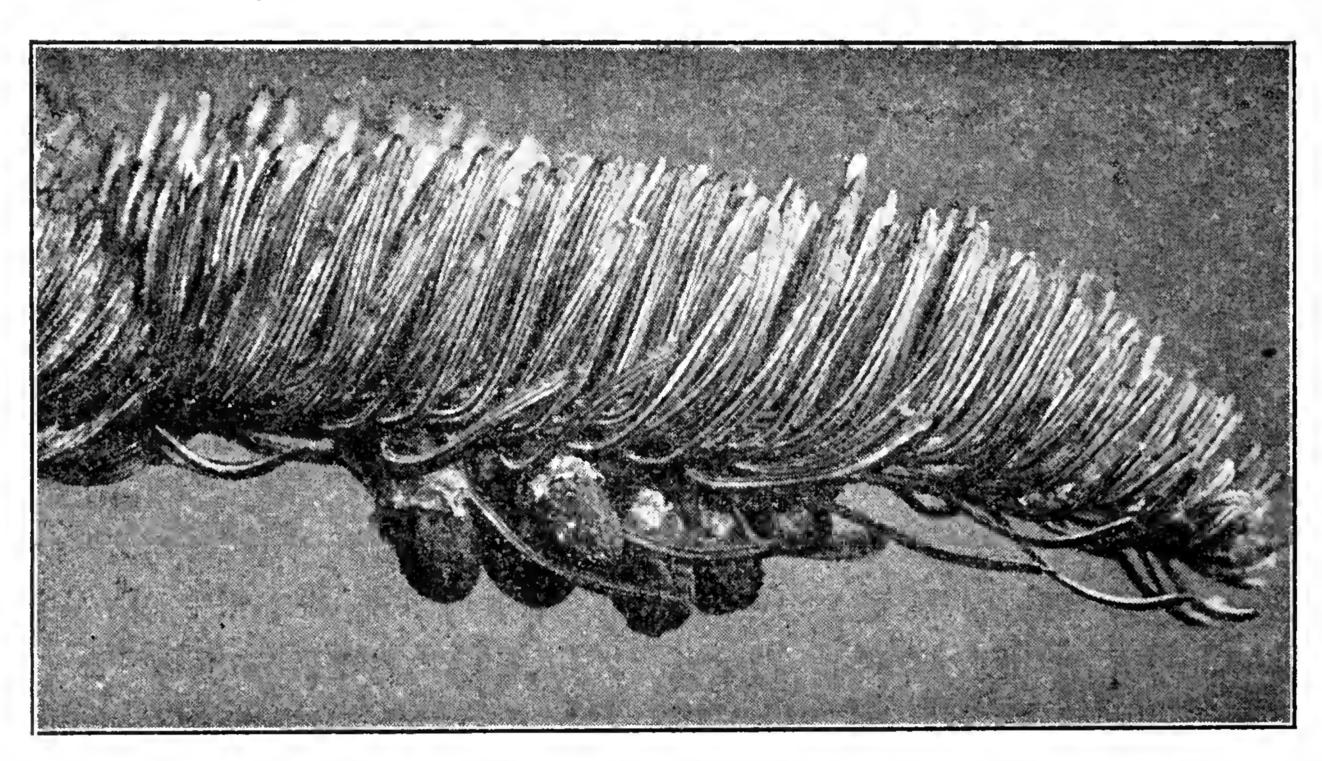


Fig. 5. Zweigstück von Abies nobilis mit männlichen Blüthen in natürlicher Lage.

Die geöffneten Antheren bieten allerdings insofern ein etwas anderes Bild dar, als sie weiter aufklaffen als die der Lärche; der vordere Theil der Anthere schrumpft besonders stark. Dieses weitere Aufklaffen mag damit in Beziehung stehen, dass die Pollenkörner hier grösser sind, als bei der Lärche; auch besitzen sie ja bekanntlich „Flugblasen“, welche denen der Lärche fehlen. Jedenfalls können auch hier die Pollenkörner vermöge der Richtung des Risses und der Stellung der Staubblätter leicht herausfallen. Durch die Freundlichkeit des Herrn W. Barbey erhielt ich sodann aus Chambézy eine Anzahl weiterer Coniferen, so namentlich einige andere Abies-Arten. Alle stimmten darin überein, dass sie die männlichen Blüthen auf der Unterseite und den Flanken der annähernd horizontalen Seitensprosse

trugen. Die Fig. 5 veranschaulicht diese Dorsiventralität in Bezug auf die Blüthenvertheilung für Abies nobilis. Bei Abies concolor trug auch ein Zweig, der auf der Unterseite eines horizontalen Astes entsprang und schief nach abwärts wuchs, männliche Blüthen. Auch hier war ein Streifen der Zweigoberfläche frei von Blüthen. Die Schwerkraft konnte, nach der Lage des Zweiges, dabei nicht in Betracht kommen. Aus der Richtung der Nadeln glaube ich vielmehr schliessen zu müssen, dass die blüthenleere Seite die am stärksten beleuchtete war. Es scheint mir also die oben angeregte Frage mit Wahrscheinlichkeit dahin beantwortet werden zu können, dass das Licht es ist, welches die Vertheilung der männlichen Blüthen an den dorsiventralen Tannenzweigen bedingt; die männlichen Blüthen entstehen, wenn diese Ansicht richtig ist, auf der Schattenseite, ganz ebenso wie die Sexualorgane an einem dorsiventralen Farnprothallium. Dass die weiblichen Blüthen an der stärker beleuchteten Seite entstehen, ist eine naheliegende weitere Schlussfolgerung; wissen wir doch weiter, dass sie bei den Tannen (und Fichten) nur an den stärkst beleuchteten Gipfeltheilen des Baumes zu finden sind.

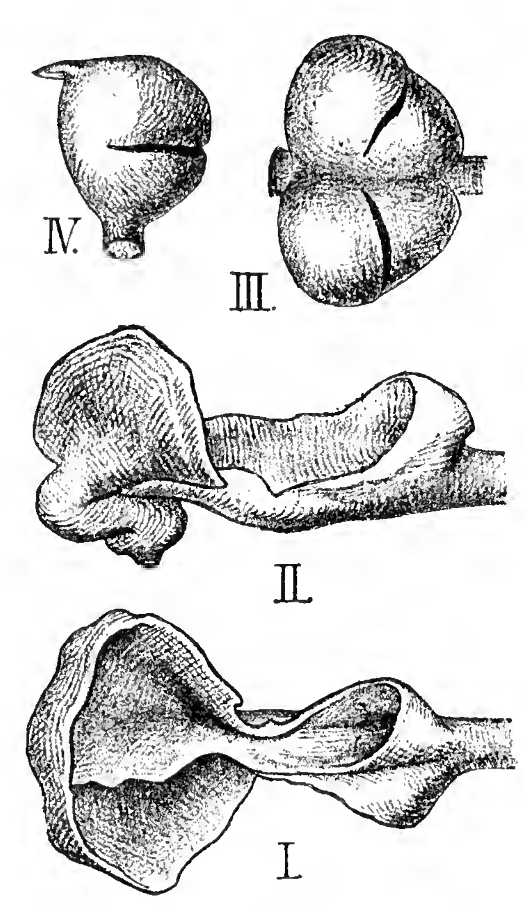


Fig. 6. Staubblätter (vergr.) von I. und II. von Abies Pinsapo, I. von oben, II. von der Seite III. und IV. von Tsuga canadensis, III. von unten, IV. von der Seite.

Das Aufspringen erfolgt überall wesentlich in derselben Weise; es sei auf Fig. 6 hingewiesen, welche aufgesprungene Staubblätter von Abies Pinsapo darstellt. Wenn diese noch nicht so stark getrocknet und geschrumpft sind, wie die in der Abbildung wiedergegebenen, so tritt die Bildung eines „Ausgusses“ für die Pollenkörner nach der Richtung, in welcher der Spalt in der Antherenwand verläuft, noch deutlicher hervor. Pseudotsuga Douglasii schliesst sich den Abies-Arten, was die Stellung der männlichen Blüthen und die Art des Aufspringens der Antheren anbelangt, durchaus an.

C. Bei Tsuga canadensis stehen die hier ziemlich kleinen männlichen Blüthen grossentheils, aber nicht alle, auf der Sprossunterseite. Die Richtung der Antherenspaltung (Fig. 6 III, IV) könnte man hier für eine quere halten, genauere Betrachtung zeigt aber, dass sie auch schief verläuft wie bei Abies und Pseudotsuga, nur tritt dies nicht so

deutlich hervor, wie bei Abies, weil die Pollensäcke viel weniger lang gestreckt sind als dort und sich mehr der Kugelgestalt nähern.

Diese Beziehung zwischen G e s t a l t und Oeffnungsweise der Sporangien wurde schon früher (a. a. O. pag. 782) betont. Wichtiger aber sind, wie aus dem oben Angeführten hervorgeht, die Beziehungen zwischen L a g e und Oeffnungsweise der Mikrosporangien, Beziehungen, die aus einer Betrachtung der in der Litteratur vorliegenden Abbildungen nicht entnommen werden konnten, weil diese, wie an einigen Beispielen gezeigt wurde, die Lage der männlichen Blüthen vielfach ganz unrichtig wiedergeben. Es zeigte sich, dass eine ausgesprochene Schiefstellung des Oeffnungsrisses nur bei männlichen Blüthen vorkommt, die nicht aufrecht sind, bei denen also die Pollensäcke in den typischen Fällen nach aufwärts gerichtet sind, und wir sahen, dass der schief verlaufende Riss die Pollensäcke so öffnet, dass ein Herausfallen nach unten rasch und sicher eintritt; es bildet sich ein Ausguss wie bei einem Kruge, der die Pollenmasse nach abwärts leitet.

Es drängt sich dabei noch eine weitere Frage auf: die, ob die verschiedenen Modificationen in der Oeffnungsweise der Pollensäcke innerhalb einer natürlichen Gruppe (hier speciell innerhalb der der Abietineen) sich auf einen gemeinschaftlichen Ausgangspunkt zurückführen lassen oder nicht. Im Gegensatz zu den, wie mir scheint, klar nachgewiesenen biologischen Beziehungen haben wir es hier mit Schlüssen zu thun, die nur mit Wahrscheinlichkeiten rechnen können. Zunächst sei daran erinnert, dass bei den Abietineen die Verschiedenheiten nicht so gross sind, wie vielfach bisher angenommen wurde, und auch der Fall wäre, wenn L ä n g s risse und Q u e r risse einander gegenüber ständen. Wir sahen, dass wirkliche Querrisse nicht vorkommen, sondern dass es, wo solche angenommen wurden, sich um s c h i e f zur Längsachse der Pollensäcke verlaufende Spalten handelt. Diese aber schliessen sich an die Längsrisse an, die, wie dies bei der Fichte der Fall ist, schief zur Längsachse der Staubblätter verlaufen. Wenn wir bedenken, dass die orthotrope Stellung der Blüthen bei den Pteridophyten (z. B. Equisetum, Lycopodium, viele Selaginellen) die Regel ist, und dass sie auch bei Pinus und Abies in den männlichen Blüthen der Hauptsache nach verwirklicht ist, so liegt es nahe, sie als die ursprünglichere zu betrachten und die nach abwärts gekehrten Blüthen als „abgeleitete". Demgemäss wäre also die Oeffnung durch eine Längsspalte das primitivere Verhalten, das durch schief verlaufende ein secundär entstandenes. Für diese Annahme lässt sich auch anführen, dass dem Sporophyll abgekehrte, das Mikro-

sporangium symmetrisch halbirende Oeffnungsspalten überhaupt der grossen Mehrzahl der Gymnospermen zukommen; darauf deutet auch das unten zu schildernde Verhalten von Taxus hin, wo die Längsspalte aber nur noch in äusserst geringer Ausdehnung entwickelt ist; ihre Function ist durch einen anderen, durch die eigenthümliche Lage zum Sporophyll bedingten Vorgang erfolgt.

Nimmt man also die Längsspalte als die ursprüngliche Oeffnungsform an, von der sich die anderen ableiten, so fragt sich weiter: Ist die „Verschiebung" der Aufrissstelle eingetreten, weil die Blüthen ihre (ursprünglich orthotrope) Lage änderten oder umgekehrt? Einer experimentellen Entscheidung ist diese Frage jetzt wohl kaum mehr zugänglich, wenigstens scheint es mir sehr unwahrscheinlich, dass eine directe Verkettung besteht, und dass man z. B. bei Larix-Blüthen, die man nöthigt, sich mit der Spitze nach oben zu entwickeln, eine Aenderung in der Oeffnungsrichtung der Pollensäcke herbeiführen könnte. Vielleicht würde die Vergleichung eines grösseren Materials (z. B. auch von Pseudolarix, die ich nicht untersuchen konnte) Anhaltspunkte ergeben. Einstweilen sind wir auf Vermuthungen angewiesen. Wenn wir aber bedenken, dass die Abwärtsrichtung der männlichen Blüthen offenbar auf verschiedene Weise innerhalb der Abietineen erreicht wird (was schon daraus hervorgeht, dass sie bei Abies schon bei der Entfaltung gegeben ist, bei Larix erst durch eine positiv geotropische Krümmung herbeigeführt wird), so scheint es näherliegend, die Aenderung der Aufrissrichtung als das Primäre zu betrachten. Indes damit geraten wir, wie erwähnt, auf ein unsicheres Gebiet; begnügen wir uns also lieber mit dem, was sicher erkennbar ist, und das sind die oben hervorgehobenen Beziehungen zwischen Lage der Aufrisslinie und die Richtung der Blüthen, Beziehungen, welche uns wenigstens functionell verständlich machen, „warum" die männlichen Larix-Blüthen nach unten, die von Picea u. a. nach oben gerichtet sind.

Taxus.

Auch bei der Eibe sind die männlichen Blüthen nach unten gekehrt; nur an hängenden Zweigen traf ich sie ringsum vertheilt. Diese Zweige zeigen auch die „gescheitelte" Blattstellung der (annähernd) horizontalen Sprosse nicht oder doch stark modificirt. Wahrscheinlich hängt dies ebenso wie die Blüthenvertheilung damit zusammen, dass ihre Längsachse nicht rechtwinklig zum Lichteinfall steht, sondern in der Richtung desselben. Die Staubblätter tragen hier bekanntlich in radiärer Vertheilung eine grössere Anzahl von

Pollensäcken. Dass an den Staubblättern kein steriler Endtheil (keine „Crista“) ausgebildet ist, dürfte damit zusammenhängen, dass die verhältnissmässig kleinen männlichen Blüthen in der Knospe durch ganz besonders ausgebildete, der Gestalt der Blüthenknospe angepasste Knospenschuppen bedeckt sind, wie sie an sterilen Knospen sich nicht finden,[1]) ausserdem sind die Pollensäcke natürlich auch durch diedichte Aneinanderlagerung der Staubblattschilder in der Knospe geschützt.

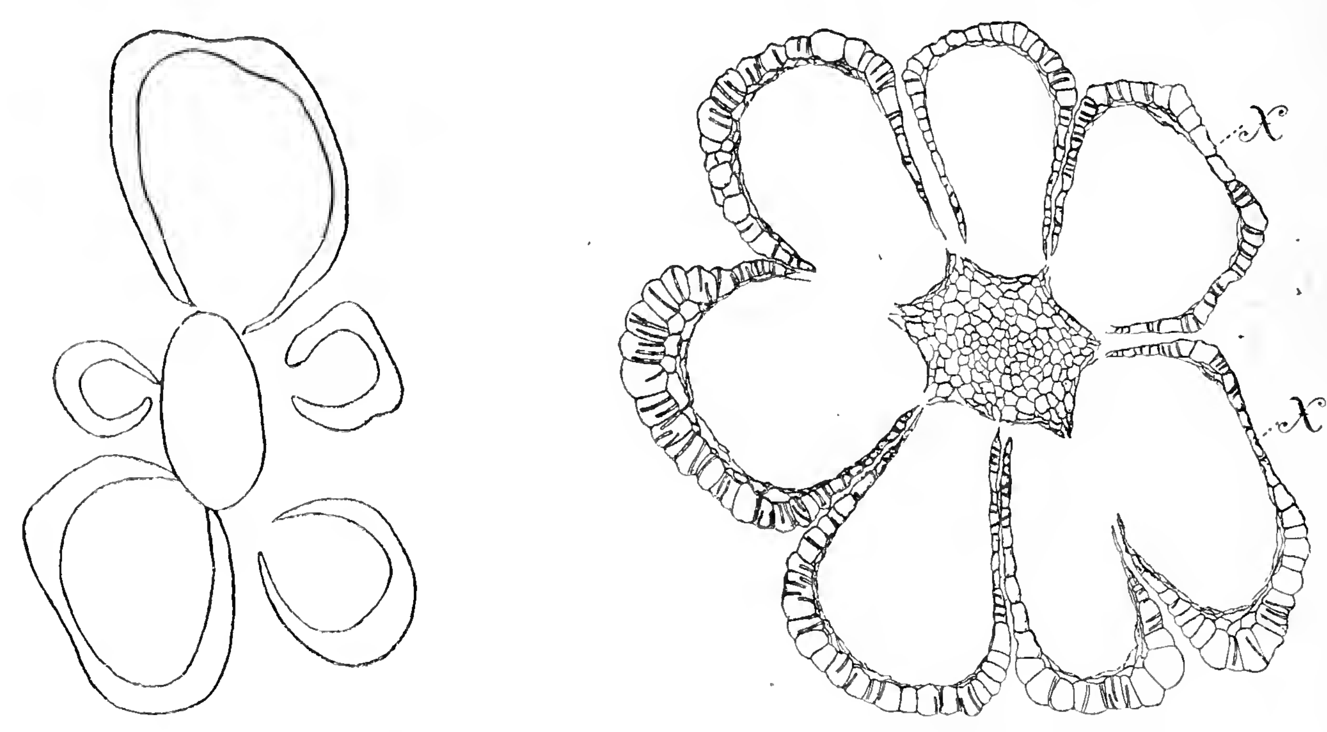


Fig. 7. Taxus baccata. Fig. 8. Taxus baccata.

Fig. 7. Querschnitt durch den unteren Theil eines Staubblattes, schwach vergr.
Fig. 8. Querschnitt durch den mittleren Theil eines Staubblattes, stärker vergr. Bei *X* die dünneren Wandstellen getroffen.

Auch bei Taxus haben sich die Autoren über die Art des Aufspringens nicht einigen können. Eigentlich hat schon Richard den Vorgang richtig im Text dargestellt, aber seine nicht gelungene Abbildung hat zu Missverständnissen geführt. Er sagt von den Pollensäcken (a. a. O. pag. 20): „Rupto ad stipitulum nexu introrsum dehiscunt, relictis in illo et sub disco totidem angustis lamellis discus demum, rotatim patentibus et vacuis antheris, fit quasi squamula centraliter peltato-stipitata, suborbiculata, planiuscula, ambitu s. margine quasi rotunda crenata, ob antherarum membranas persistentes.“

Eichler (in den „Natürl. Pflanzenfamilien“ a. a. O. pag. 112) lässt die Pollensäcke sich durch einen „Längsspalt ablösen“, was aber schon deshalb nicht zutreffend sein kann, weil ja die einzelnen Pollensäcke nicht von einander vollständig getrennt sondern unter einander und mit dem Sporophyllstiel „verwachsen“ sind. Auch Hempel und Wilhelm lassen die Pollensäcke „der Länge nach aufklappen“.

1) Vgl. die diesbezüglichen Ausführungen in Organographie pag. 705.

Thatsächlich aber öffnet sich, wie Strasburger[1]) schon angegeben hat, das Sporangium, „indem die ganze Epidermis an seiner Basis und an beiden Seiten sich ablöst und nach aussen zurückschlägt"; nur an der Spitze der Pollensäcke tritt eine kurze Spalte auf (Fig. 7).

In Fig. 9, I. ist der Anfang dieses Vorgangs dargestellt. Man sieht im Centrum den Stiel, von welchem eine Anzahl Streifen ausstrahlen; dies sind die stehengebliebenen Stücke der Scheidewände, welche die einzelnen Sporangien von einander trennen. Die Aussenwand der Sporangien aber weicht nun (unter Schrumpfung, resp. Schrumpfelung) in gemeinsamer Bewegung nach aussen zurück, ähnlich — um ein freilich in verschiedener Beziehung nicht streng zutreffendes[2]) Bild zu gebrauchen — aufgespannt, wie das Dach eines aufgespannten Regenschirmes; schliesslich kommt der von Richard

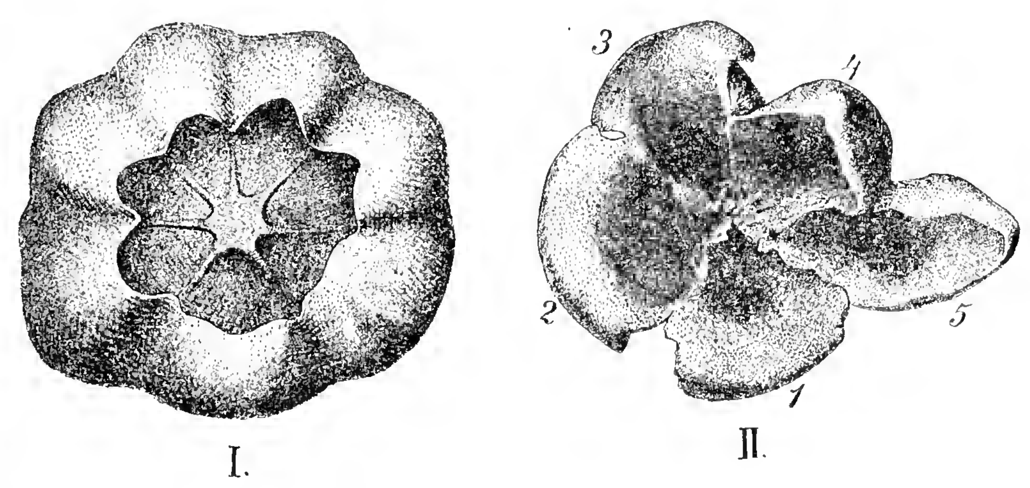


Fig. 9. Taxus baccata, Staubblatt von unten, vergr. I im Beginn der „Schirmbewegung", II. nach Ausführung derselben. Die Pollensäcke 1, 2, 3 sind concav nach aussen (in der Figur unten) zurückgeschlagen, 4 und 5 nur aufgerichtet.

zutreffend geschilderte fertige Zustand zuwege, bei welchem die zurückgeschlagenen Sporangienwände am Rande des schildförmigen Theiles der Anthere „radförmig abstehen" (vgl. auch Fig. 10). Da die Sporophyllschilder tangential zu der Oberfläche der männlichen Blüthe stehen, so ist klar, dass die Pollenmassen aus dem geöffneten „Synangium" (wie man die Anthere auch bezeichnen könnte) leicht herausfallen werden, mit Ausnahme der dem Ende der Blüthe nahestehenden; da aber auch bei diesen die Fläche des geöffneten Sporangiums schief steht, muss der Pollen auch hier herausgleiten, zumal wenn die Zweige durch Wind bewegt werden.

---

1) Die Coniferen und die Gnetaceen, 1872, pag. 126.

2) Das Unzutreffende besteht darin, dass bei Taxus die einzelnen Sporangien unten von einander getrennt sind (was in Fig. 9, I. nicht sichtbar ist), während bei einem Schirm die ganze Schirmfläche ein zusammenhängendes Ganzes bildet.

Das Alles, kann man nun weiter sagen, würde aber viel einfacher vor sich gehen, wenn die Blüthen nicht mit der Spitze nach unten, sondern nach oben orientirt wären. Gewiss, wenn nicht etwas Anderes dazu käme. Denken wir uns eine männliche Blüthe so orientirt, wie in Fig. 10, welche die „Synangien“ schon geöffnet zeigt. Es ist klar, dass die Pollenkörner bei dieser Stellung alle zwischen die Hüllschuppen der männlichen Blüthe hinabfallen müssten, aus denen sie erst spät und langsam durch den Wind wieder herausgeblasen werden könnten. Denn die Hüllschuppen der männlichen Blüthen fallen nach der Entfaltung nicht ab, sie biegen sich nur etwas nach aussen, und die Streckung des Blüthenstiels bei der Entfaltung ist eine nur unbedeutende. Es ist also die Richtung der Blüthe nach unten keine zufällige oder gleichgiltige, sondern eine durchaus zweckmässige. Auch hier dürfen wir nicht vergessen, dass bei der Pollenausstreuung andere Beziehungen in Betracht kommen, als bei der Sporenausstreuung. Bei dieser handelt es sich meist darum, die Sporen allmählich zu entleeren und ihnen so eine weitere Verbreitung zu ermöglichen; nur wo Schleudereinrichtungen vorhanden sind (wie z. B. der Annulus der Farnsporangien) werden alle Sporen zugleich entleert; für ihre Ausstreuung an verschiedenen Stellen ist hier eben anders gesorgt. Bei den Nadelhölzern aber ist die Zeit, in welcher die Bestäubung der weiblichen Blüthen vor sich gehen kann, eine verhältnissmässig kurze; es müssen also auch in kurzer Zeit grössere Pollenmengen mobil gemacht werden, um die Bestäubung zu sichern. So sehen wir also bei Taxus deutliche Beziehungen: 1. zwischen der Gestalt der Staubblätter und ihrer dichten Umhüllung durch grosse Schuppen; 2. zwischen der Staubblattgestalt und der Oeffnungsweise der Pollensäcke, welche hier anders verläuft, als bei anderen Coniferen; 3. zwischen der Stellung resp. Richtung der männlichen Blüthen und der Pollenentleerung.[1])

Es erübrigt noch, kurz auf einige anatomische Verhältnisse hin-

---

1) Für die weiblichen Blüthen ist der „Grund“ dafür, dass sie auf der Zweigunterseite (resp. auf den Flanken) stehen, weniger leicht einzusehen. Die lockere Stellung der „gescheitelten“ Nadeln verhindert den Zutritt des Pollens auch von oben nicht (was bei den viel dichter gestellten Blättern der Tannen der Fall sein würde). Aber es ist mir derzeit nicht klar, ob die Stellung auf der Unterseite von Vortheil ist (etwa, weil der von der Mikropyle ausgeschiedene Tropfen, der den Pollen auffängt, hier weniger leicht vom Regen abgespült werden kann), oder ob sie (an und für sich gleichgiltig) nur nicht nachtheilig ist, weil bei der grossen Menge von Pollen, der einer Samenanlage hier zur Verfügung steht, die Bestäubung doch gesichert erscheint.

zuweisen, welche die genannte eigenthümliche Bewegung der Pollensackwand (wir wollen sie als „Schirmbewegung“ bezeichnen) ermöglicht. Es liegt mir ferne, auf den eigentlichen „Mechanismus“ dieses Vorganges einzugehen, nur einige charakteristische mit ihm zusammenhängende Bauverhältnisse seien erwähnt.

Die einzelnen Pollensäcke hängen nicht, wie bei Equisetum, frei an dem schildförmigen, von den Pollensäcken deutlich unterschiedenen Endtheil des Sporophylls herunter, sondern sie nehmen die Substanz des Staubblattes, vom Stiele abgesehen, fast vollständig in Anspruch. Wenn man das schildförmige Staubblatt von oben betrachtet, sieht man in der Mitte eine in die Länge gesteckte Vertiefung. Ausserdem strahlen von hier nach dem Rande so viel seichte Furchen aus, als



Fig. 10. Taxus baccata. Entfaltete männliche Blüthe (um 180° gedreht!) (vergr.) nach Richard. Ein Stück des Stieles durch einen Längsschnitt entfernt. Häufig streckt sich der Blüthenstiel oberhalb der Schuppen mehr als hier gezeichnet.

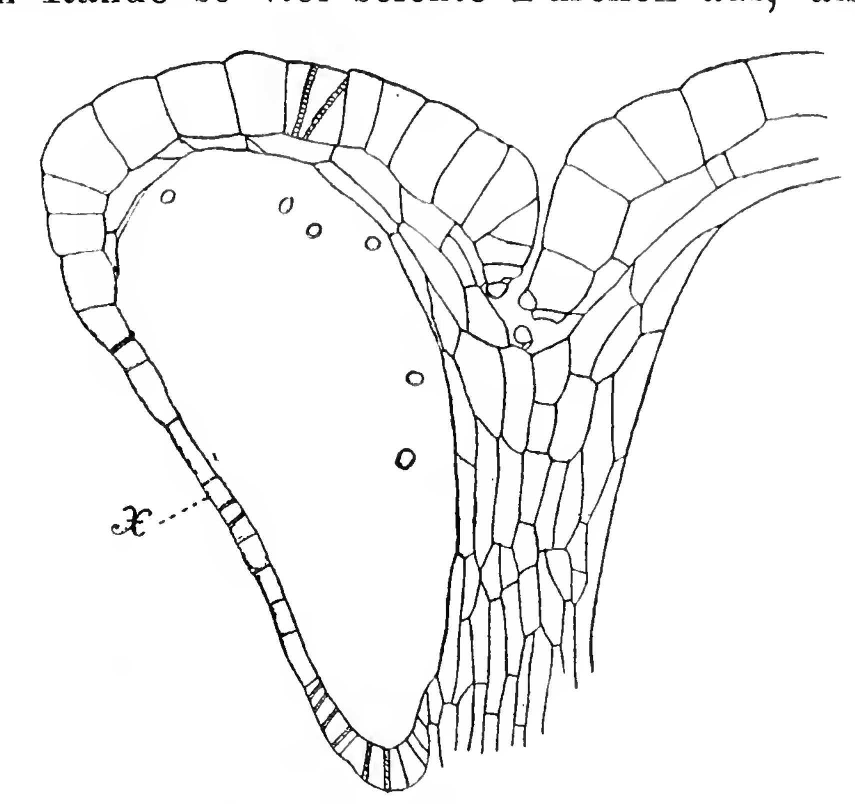


Fig. 11. Taxus baccata. Theil eines Längsschnittes durch ein Staubblatt (vergr.).

Pollensäcke vorhanden sind; je eine Furche fällt über eine, zwei Pollensäcke trennende Scheidewand.

Für die Schirmbewegung ist nun zunächst die centrale Vertiefung von Bedeutung. Wie der Längsschnitt (Fig. 11) zeigt, stellt sie eine Gelenkstelle dar, welche ähnlich wie das obere Gelenk an jeder Rippe eines Schirmes eine Aufwärtsbewegung ermöglicht. In dieser Vertiefung liegt auch der einzige sehr kleine Theil der Sporophylloberfläche, der nicht in die Wandbildung für die Pollensäcke einbezogen wird; man sieht in der Figur hier eine Spaltöffnung getroffen, die übrigens nicht immer vorhanden ist und namentlich kleineren Staubblättern fehlt. Alle anderen Zellen der schildförmigen Aussenseite des Sporophylls zeigen, ebenso wie die Seitenwände der Pollensäcke,

welche wir als die „freien“ Wandtheile bezeichnen wollen, die für das „Exothecium“ der Pollensäcke charakteristische Wandverdickung: U-Leisten auf Innen- und Seitenwand, theilweise etwas nach oben übergreifend. Diese Zellen sind im Umriss annähernd isodiametrisch und unterscheiden sich dadurch von den langgestreckten Zellen, welche die „freien“ Seitenwände des Pollensackes bilden. Die Art der Wandverdickung gestattet also bei Wasserverlust eine Einbiegung der dünnen Aussenwand jeder Zelle, ausserdem eine Annäherung der Halbringe an einander. In den langgestreckten Zellen stehen die letzteren annähernd quer zur Längsachse. Diese Zellen werden also in der Längsrichtung am stärksten schrumpfen; ausserdem sind die Zellen der mittleren Partie der Aussenwand niederer als die auf der Seite (vgl. den Querschnitt Fig. 11 bei X) und setzen so einer Aufwärtsbiegung der Seitentheile einen geringeren Widerstand entgegen als wenn sie ebenso hoch oder höher wären als diese. Thatsächlich findet man die freie Aussenwand im trockenen Zustand nicht selten nach oben umgekrempelt. In den annähernd radial verlaufenden Furchen der schildförmigen Oberseite fehlen zuweilen die Verdickungen auf der Innenwand, was ein Einbiegen an dieser Stelle erleichtert.

Das sind die Bauverhältnisse, welche, meiner Ansicht nach, die Schirmbewegung bei der Oeffnung der Antheren hauptsächlich bedingen. Die Schirmbewegung erfolgt übrigens keineswegs bei allen Antheren gleich (namentlich die Aufwärtsbewegung des „freien“ Wandtheiles der Pollensäcke wird nicht immer ausgeführt), sie ist bald mehr, bald minder ausgesprochen, stets aber mit starkem Schrumpfen verbunden; jedenfalls erleichtert sie — und das ist bei der hier verfolgten Fragestellung die Hauptsache — in ausgezeichneter Weise die rasche und sichere Entleerung der Pollensäcke, wie dies ja die Vergleichung der Figuren ohne Weiteres ergibt.

Ginkgo biloba.

Die männlichen Blüthen von Ginkgo werden gewöhnlich als „Kätzchen“ beschrieben, indes ist zu bemerken, dass sie nicht passiv herabhängen, sondern die Blüthenachse stark genug ist, das Gewicht der Blüthe zu tragen. Sie ist vom Centrum des Kurztriebs, an welchem die Blüthe steht, weggebogen; eine bestimmte Stellung zum Horizont konnte ich an dem beobachteten Baume (in Würzburg) nicht wahrnehmen.

Bekanntlich trägt jedes Staubblatt meist zwei Pollensäcke, die nahe der Spitze desselben befestigt sind; sie hängen, ursprünglich einander seitlich berührend, vom Staubblatt herunter. Sonderbarerweise ist die

Art des Aufspringens der Pollensäcke hier unrichtig in der Litteratur angegeben. Nach Richard's[1]) und Eichler's Abbildungen würden sie sich nämlich auf ihrer Unterseite durch einen Längsspalt öffnen. Ich fand dagegen die Oeffnungsstelle stets auf den einander zugekehrten Seiten der Pollensäcke (Fig. 12 I, Fig. 13 *A*). Diese Lage ist eine für die Pollenausstreuung zunächst nicht besonders günstige. Indes kommt dies kaum in Betracht, weil die Pollensäcke von Ginkgo beim Austrocknen merkwürdige Bewegungen ausführen, welche einigermaassen an die bei Taxus erwähnten erinnern. Jeder Pollensack führt nämlich an seiner Basis eine Drehung von etwa 90° aus (Fig. 13), die beiden Pollensäcke entfernen sich von einander und spreizen weit auseinander. Dabei klafft jeder weit auf. Es ist klar, dass diese Bewegung die Ausstreuung des Pollens (durch den Wind) sehr befördert. Da bei einem (mit seinem

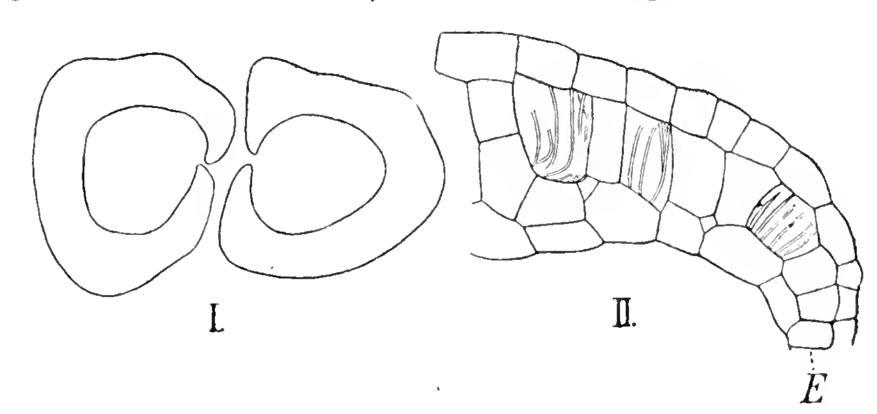


Fig. 12. I. Querschnitt durch die Pollensäcke von Ginkgo biloba schwach vergr. II. Theil eines Querschnittes durch die Pollensackwand stärker vergr.

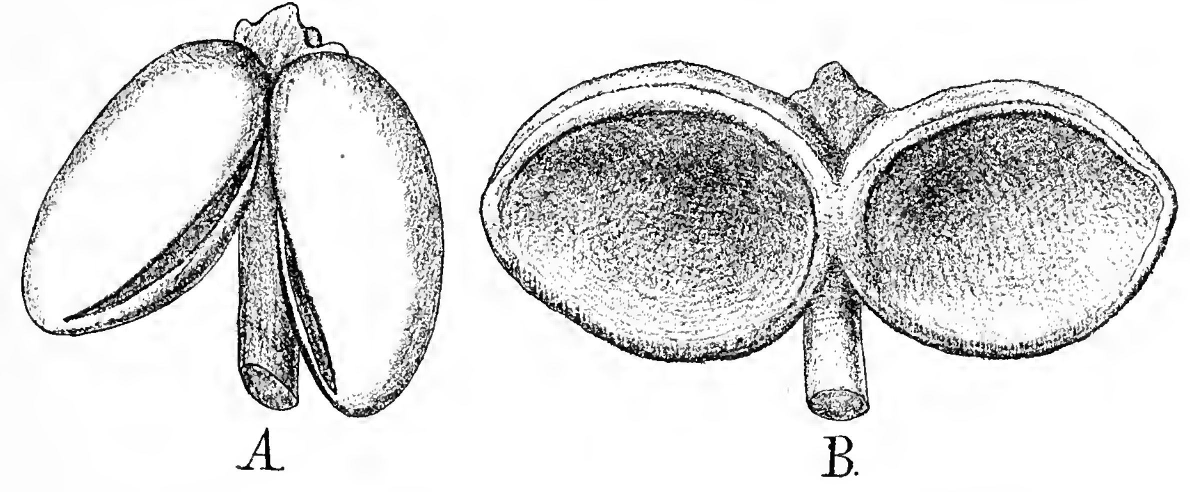


Fig. 13. Staubblätter von Ginkgo (entleert). A. im befeuchteten, B. im ausgetrockneten Zustand.

Filament in horizontaler Lage gedachten) Staubblatt die Oeffnung der Pollensäcke jetzt nach unten liegt, so ist wohl anzunehmen, dass die Richard-Eichler'sche Figur (welche die Oeffnungslinie schon vor der

1) a. a. O. Pl. 3, 3D, F. Diese Figuren sind von Eichler in den „Natürl. Pflanzenfamilien“ copirt, aber in der Figurenerklärung irrig als Originale bezeichnet worden (Coniferen Fig. 68*a*, *b*, pag. 109). Eine ganz ähnliche — ebenfalls unrichtige — Abbildung („nach der Natur“) gibt Beissner, „Nadelholzkunde“ pag. 191 Fig. 48, 3; richtig hat Koehne (Deutsche Dendrologie Fig. 1 D) die Lage der Oeffnungsstelle abgebildet, ohne übrigens näher darauf einzugehen.

Bewegung nach unten liegend darstellt) aus einem Missverständniss betreffs der Bewegung hervorging.

Erwähnungswerth sind auch die anatomischen Verhältnisse der Pollensäcke. Im Bau der Sporangien lassen sich, wie ich früher hervorhob[1]), zwei Typen unterscheiden: solche mit Exothecium und solche mit Endothecium. Zu ersterem Typus gehören sämmtliche näher untersuchte Pteridophytensporangien (soweit sie überhaupt einen Oeffnungsmechanismus haben), sowie die Mikrosporangien der Gymnospermen, zu letzteren die Mikrosporangien der Angiospermen. Dass Ausnahmen sich finden würden, war zu erwarten. Denn wo gäbe es die nicht? Indes war mir, als ich das genannte Verhalten betonte, eine sicher gestellte Ausnahme nicht bekannt. Ginkgo bildet eine solche[2]): es hat ein Endothecium, nicht, wie alle andern von mir daraufhin untersuchten Cycadeen und Coniferen, ein Exothecium. Die Pollensäcke besitzen also eine Epidermis, unter welcher das Endothecium liegt, in Gestalt einer oder zwei Zellschichten, welche Verdickungsfasern zeigen. Nach innen hin schliessen sich diesen dann noch chlorophyllhaltige Wandzellen an (Fig. 12 II). Dieser Bau der Mikrosporangien scheint mir mit dafür zu sprechen, dass Ginkgo als Vertreter einer besonderen Gruppe zu betrachten ist, nicht, wie dies früher geschah, als eine Taxacee.

Zusammenfassung.

Die verschiedene Art und Weise, wie die Pollensäcke der Nadelhölzer sich öffnen, ist biologisch verständlich.

Bei den Abietineen findet eine Oeffnung durch Längsspalten da statt, wo die Pollensäcke nach abwärts (oder vertical) gekehrt sind; dies geschieht da, wo die Blüthenachse aufrecht (oder horizontal) ist (Pinus, Picea). Bei Larix sind die männlichen Blüthen positiv geotropisch, bei Abies u. a. stehen sie auf der Unterseite (oder den Flanken) der plagiotropen Zweige und sind dadurch nach unten gerichtet, eine Stellung, die hier wie bei Taxus wahrscheinlich durch einseitigen Lichteinfall bewirkt wird. An den nach abwärts gekehrten männlichen Blüthen öffnen sich die Pollensäcke

1) Organographie pag. 782.

2) Die einzige Angabe, die ich in der Litteratur finden konnte, ist, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, inexakt. Sie lautet: „The mature sporangium wall consists of four to seven layers of cells, with thickening bands on the outer layers" (Coulter and Chamberlain, Morphology of spermatophytes I. pag. 38). Es wird dort Fig. 30 *C* zur Demonstration des Oeffnens der Pollensäcke citirt, diese sind aber in der betreffenden Abbildung noch ungeöffnet.

durch einen schief zur Längsachse gestellten Riss, es entsteht dadurch ein nach unten gerichteter „Ausguss“, welcher eine rasche Entleerung des Pollens bedingt. Die Richtung des Aufspringens kann sich dem Querverlauf nähern, ist aber nirgends wirklich quer. Da auch bei Picea die Längsspalte schon schief zur Längsachse des Staubblattes verläuft, so handelt es sich bei den verschiedenen Formen nur um ein Mehr oder Minder der Schiefstellung.

Bei Taxus lösen sich die Seitentheile der Pollensackwand ab, das ganze Staubblatt führt eine „Schirmbewegung“ aus, welche eine vollständige Entleerung des Pollens sichert. Diese Schirmbewegung wird ermöglicht durch den Bau des Staubblattes, speciell ein centrales „Gelenk“.

Auch die Pollensäcke von Ginkgo drehen sich bei der Oeffnung um 90°; die Oeffnung erfolgt auf der einander zugekehrten Seite der Pollensäcke. Die Drehung ist auch hier eine Einrichtung, welche die Entleerung des Pollens erleichtert. Ginkgo ist die einzige derzeit bekannte Gymnosperme, welche ein Endothecium besitzt. Die Pollensäcke aller anderen untersuchten Gymnospermen haben ein Exothecium. Diese Eigenthümlichkeit spricht mit für die Auffassung, welche die Ginkgoaceen als besondere Gruppe von den Coniferen abtrennt.

---

14. Zur Entwickelungsgeschichte des Boragoids.

Hierzu 6 Abbildungen im Text.

Vor einer Reihe von Jahren besprach ich in der Abhandlung „Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse“ [1]) auch einige dorsiventrale Infloreszenzen, namentlich die von Zostera, einer Anzahl Urticaceen, Papilionaceen, Boragineen, Solaneen und Cyrtandreen (Klugia). Der Standpunkt, von welchem aus dies geschah, war zunächst der entwickelungsgeschichtliche, indes wurde auch auf biologische und anatomische Beziehungen kurz hingewiesen.

Von den damals gemachten Angaben haben die über Papilionaceen und Urticaceen durch spätere Untersucher Bestätigung gefunden, die über Boragineen dagegen Widerspruch erfahren, und zwar in doppelter Weise, einerseits von Vertretern der vergleichenden Morphologie, andererseits von Autoren, welche auf Grund der Entwickelungsgeschichte zu anderen Resultaten gelangten.

1) Arbeiten des Botanischen Instituts in Würzburg. Herausgegeben von J. Sachs. II, 3, 1880.

Was zunächst die erste Gruppe von Einwänden betrifft, so habe ich längst zugegeben[1]), dass der von mir vor mehr als 20 Jahren eingenommene Standpunkt ein einseitig entwickelungsgeschichtlicher war, und dass die von der vergleichenden Morphologie dargelegten Gründe dazu berechtigen, die eigenthümlichen Blüthenstände der Boragineen (und mancher Solaneen), welche Schumann später als „Boragoide" bezeichnet hat, von Wickeln abzuleiten. Čelakovsky, welcher auf Grund eigener Untersuchungen meine entwickelungsgeschichtlichen Angaben bestätigte, wenn er auch bei Symphytum z. B. den Vegetationspunkt des Boragoids meist nicht so stark entwickelt fand, wie in den von mir untersuchten Fällen, hat auch schon dargelegt, wie man sich eine solche Abweichung denken könne. Er sagt (Flora 1880 No. 23): „Das Sympodium bildet sich nach Art eines Monopodiums, dessen sog. Vegetationspunkt aber nach jeder Abzweigung einer Blüthenanlage eigentlich ein anderer ist, nämlich eine andere Achselknospe"; wo er sehr mächtig sei, wie bei Symphytum, sei anzunehmen, dass er mehrere consecutive Sprossanlagen in sich enthalte.

Ich habe die Čelakovsky'sche Auffassung früher bekämpft, weil sie mir eine Zurechtrückung der beobachteten entwickelungsgeschichtlichen Erscheinungen zu sein schien. Dass aber die vergleichende Beobachtung zeigt, dass die typischen Wickel und die Boragoide Glieder einer Kette sind, ist unbestreitbar. Wenn man dies anerkennt, so scheint es mir von minderem Belang, ob man von einem monopodienartig wachsenden Sympodium oder einem Monopodium spricht. Jedenfalls passt auf die Boragoide, wie sie bei den hier zu besprechenden Symphytuminflorescenzen vorliegen, nicht die Schilderung der Entstehung des Sympodiums, welche Wydler gab.[2]) Er sagt: „Ein allgemeines Merkmal des zum Wickeltypus hinneigenden Dichasiums ist das senkrechte Aufrichten und die Geradstreckung des durch ein kräftiges Wachsthum begünstigten (geförderten) Zweiges; hierdurch wird der schwächere Zweig zugleich mit der Terminalblüthe auf die entgegengesetzte Seite geworfen, und zwar alternative nach rechts und links. Die geförderten Zweige bilden hingegen eine geradaufstehende Reihe von übereinanderstehenden Gliedern und erscheinen in der Form eines schwächer oder stärker zickzackförmig abwechselnd nach rechts und links gebogenen einfachen Stengels. Es ist dies die Scheinachse. . . ." Diese ist aber beim typischen „Boragoid" nicht eine nach

1) Flora 1889 pag. 82. Organographie pag. 118.

2) Flora 1851 pag. 309.

träglich entstandene; ihre Bildung wird in ein früheres Stadium verlegt. Zu demselben Resultat war Kraus für Myosotis u. a., Warming für Tiaridium indicum gelangt. Auch Čelakovsky[1]) hebt die Differenz zwischen der auf Betrachtung der fertigen Zustände begründeten Darstellung des Boragoids und der, die sich auf Grund der Entwickelungsgeschichte ergibt, klar hervor.

„Die vergleichende Morphologie hat bisher den wesentlichen Umstand ausser Acht gelassen, dass in der Boragineenwickel jeder Tochterspross den Gipfeltrieb des Hauptsprosses an Mächtigkeit übertrifft. Sie hat einfach nur jene Verhältnisse zu Grunde gelegt, die eintreten, wenn der Tochterspross wenigstens anfänglich kleiner ist als der Gipfeltrieb des Muttersprosses.“ Damit war zugegeben, dass das von der vergleichenden Morphologie construirte Schema denn doch den Thatsachen durchaus nicht entspricht. Ueber Symphytum sagt Čelakovský (Flora 1881 No. 31): „Auch da theilt sich die jüngste Sprossanlage, ein etwas kantig-rundlicher ..., etwas verbreiterter Höcker, durch eine auf die Verbreiterungsrichtung senkrechte Furche in zwei Höcker....“ Beide Höcker seien an Grösse zuweilen gleich, der untere aber meist grösser. Diese Angaben stehen mit den meinigen, wie auch Čelakovsky hervorhebt, was die entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen anbelangt, nicht in Widerspruch, denn, wie ich ausdrücklich hervorhob, untersuchte ich besonders kräftige Infloreseenzen, und es ist von vornherein wahrscheinlich, dass bei weniger kräftigen der „Vegetationspunkt“ weniger kräftig ausgebildet sein wird.

Was die späteren entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen anbelangt, so liegen solche vor von Schumann und Muth.[2]) Es sei gestattet, hier nur auf die letztgenannten kurz einzugehen. Der Autor kommt zu dem Resultat, dass meine Angaben über die Vorgänge am Scheitel der Symphytuminflorescenzen nicht richtig seien. Dies veranlasste mich zu einer wiederholten Prüfung der Frage. Es geschah dies nicht deshalb, weil mir viel daran gelegen gewesen wäre, meine alten Angaben zu retten, sondern weil die Frage, ob ein ursprünglich „sympodial“ angelegtes Gebilde in ein „monopodiales“ Wachsthum übergehen kann und welche Vorgänge dabei in Betracht kommen, auch jetzt noch von Interesse schien. Diese Frage ist ja in der botanischen Litteratur viel erörtert worden; es sei nur an Vitis erinnert.

---

1) Flora 1881 No. 23.

2) Muth, Untersuchungen über die Entwickelung der Inflorescenz etc. von Symphytum officinale. Flora 91. Bd. (Erg.-Bd. z. Jahrg. 1902) pag. 58 ff.

Das Resultat der Untersuchung war, wie hier sogleich angeführt werden mag, nicht in Uebereinstimmung mit dem Muth's. Es zeigte — mir wenigstens —, dass meine früheren Angaben nicht auf Irrthum beruhen. Ehe ich aber auf das Boragoid eingehe, möchte ich zum Vergleich die Entwickelungegeschichte eines anderen Blüthenstandes, an dessen Wickelnatur niemand zweifelt, desjenigen der Labiaten, hier kurz anführen.

Untersucht wurde Lamium album. Zunächst sei hervorgehoben, dass auch die meisten Labiatenblüthenstände dorsiventral sind, und

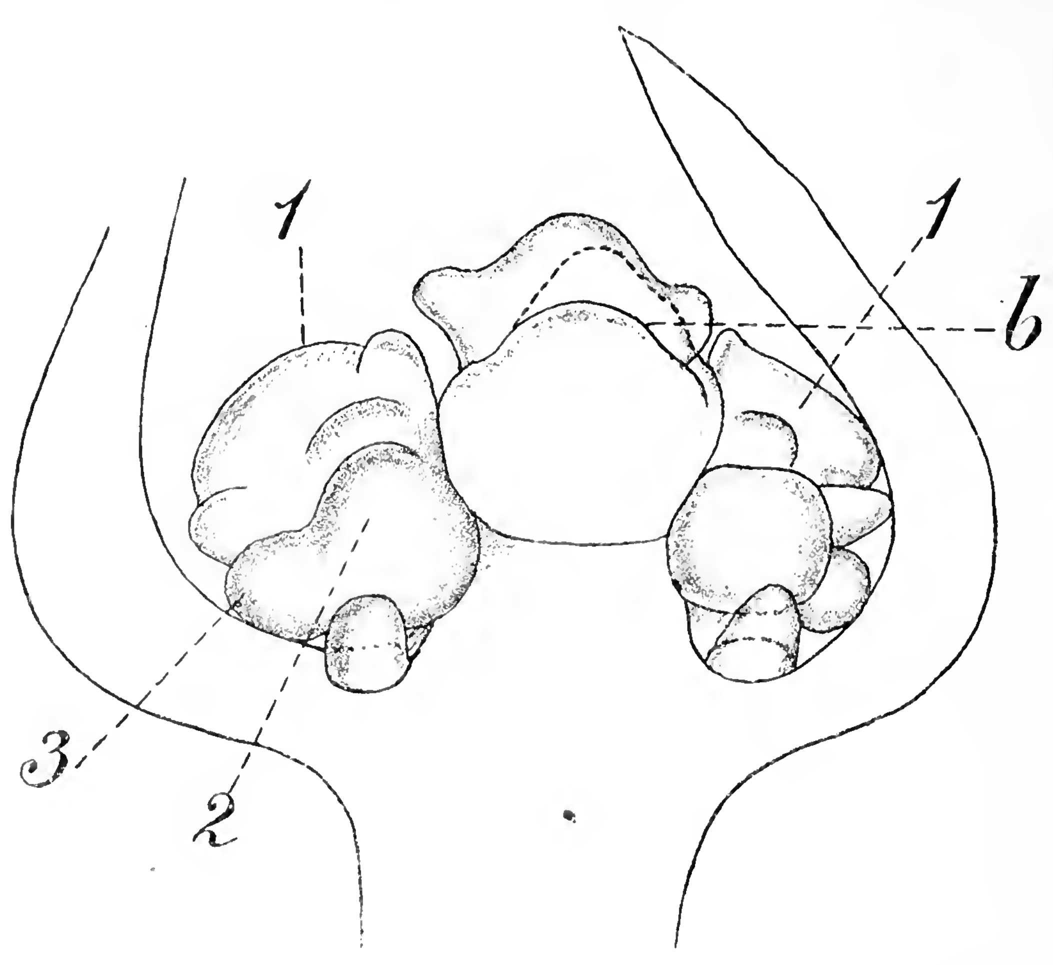


Fig. 1. Lamium album. Gipfel einer blühenden Pflanze von der Seite. 1 Primanblüthe eines Blüthenknäuels, 2 erste Seitenblüthe (unterhalb derselben ihr Deckblatt), 3 dritte Blüthe, bedeutend kleiner als der Vegetationspunkt der zweiten. b Primordium eines Blüthenknäuels in der Achsel des durchsichtig gedachten oben punktirten Deckblatts.

zwar dorsiventral in Beziehung auf die Pflanze, an der sie entspringen. Blüthen bilden sich (von den auf die Primanblüthe folgenden abgesehen) nur auf der der Pflanze abgewandten Seite aus. Der Gesammtblüthenstand hat eine blüthenleere, der Hauptachse der Pflanze zugewandte, und eine blüthentragende, ihr abgewandte Seite, ähnlich wie bei manchen Papilionaceen. Die biologische Bedeutung dürfte auch in beiden Fällen dieselbe sein. Zur Ausbildung eines Sympodiums aber kommt es bei Lamium nicht. Die „Boragoide“ sind in den typischen Fällen dadurch ausgezeichnet, dass sie in doppelter Beziehung dorsiventral sind: erstens wie bei Lamium in Beziehung

auf die Hauptachse (resp. die Primanblüthe), zweitens in Beziehung auf die Sympodialachse, deren Entstehung uns unten beschäftigen soll.

Die Entwickelungsgeschichte stimmt bei Lamium mit der bekannten Auffassung der Wickelbildung durchaus überein. Wenn wir von den drei ersten Blüthen absehen, von welchen man sagen könnte, dass sie aus einem „Primordium" hervorgehen, so tritt deutlich hervor, dass jede Blüte höheren Grades bei ihrer Entstehung bedeutend kleiner ist, als die Blüthe nächstniederen Grades, an welcher sie als Seitenspross sich bildet (vgl. z. B. Fig. 1 die Blüthen 2 und 3).

Von Interesse ist auch die Stellung der Symmetrieebenen der consecutiven Blüthen. Nach der Wickeltheorie müssten dieselben eigentlich bei den aufeinanderfolgenden Blüthen sich rechtwinkelig schneiden. Eichler (Blüthendiagramme I p. 233) sagt darüber: „Die Blüthenstielchen drehen sich nämlich hier stets so, dass die sich ursprünglich schneidenden Symmetrieebenen der successiven Blüthen bei der Entfaltung nahezu parallel werden, offenbar infolge der sehr allgemein verbreiteten Tendenz zygomorpher Blüthen, möglichst gleiche Orientirung zum Horizont anzunehmen; dadurch erfahren dann auch, mit der ganzen Wickel, die Vorblätter eine Verschiebung, die man sich leicht wird construiren können."

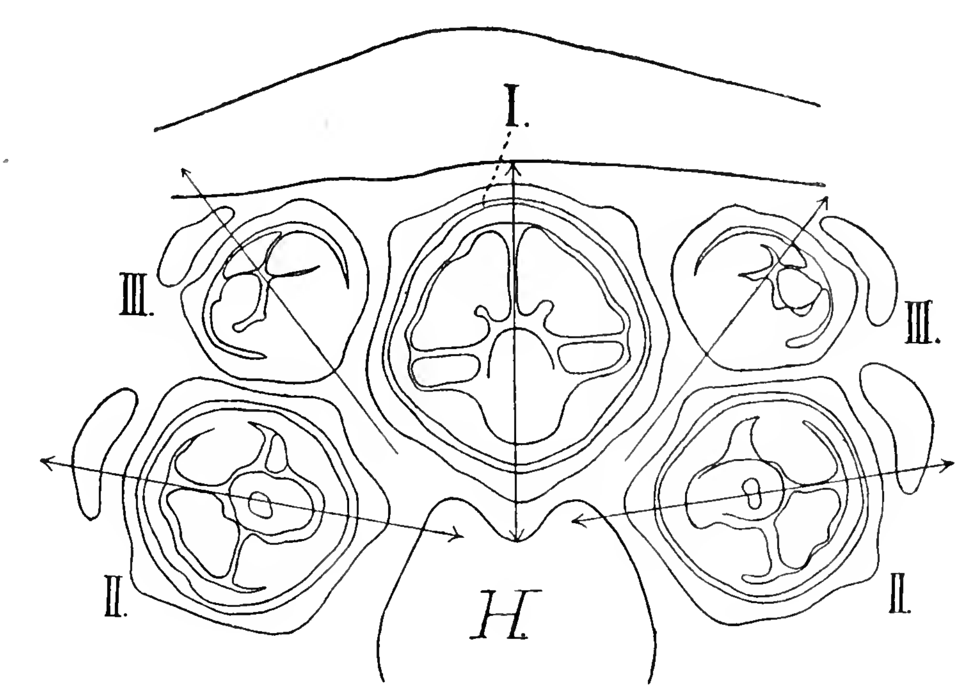


Fig. 2. Lamium album. Querschnitt durch einen von der Hauptachse *H* seitlich entspringenden Blüthenstand. Die Blüthen sind alle schief zu ihrer Längsachse getroffen. I. Primanblüthe, II. die (nach hinten verschobenen) Seitenblüthen 1. Grades. Die Lage der Blüthenmedianen ist durch Pfeile bezeichnet.

Schumann[1]) wendet sich gegen diese Auffassung; für Lamium zeigten aber Mikrotomschnitte (Fig. 2), dass die Symmetrieebene der ersten Seitenblüthen mit der der Mittelblüthe thatsächlich annähernd[2]) einen rechten Winkel macht, also später eine Drehung eintreten muss (Fig. 2). Dass der Winkel nach aussen hin kleiner

1) Untersuchungen über den Blüthenanschluss pag. 431.

2) Soweit ich gesehen habe, schwankt die Winkelgrösse übrigens; sie kann sich 45⁰ nähern.

ist als R, mag damit zusammenhängen, dass die beiden Vorblätter, in deren Achsel die Blüthen II, II stehen, stark nach aussen hin convergiren, worin sich gleichfalls der gewissermaassen abstossende Einfluss der Hauptachse (H) ausspricht. Später tritt dies nicht mehr so auffallend hervor, da die ersten Seitenblüthen (II) durch das Auftreten von weiteren mehr nach hinten gedrängt werden. Die Medianebene der Blüthen III III macht mit der von II einen Winkel von etwa 45°, ihre Deckblätter stehen noch mehr nach aussen, sie machen nicht mit denen von II einen rechten Winkel, sondern stehen ihnen fast parallel. Diese Blüthen brauchen bei der Entfaltung nur eine kleine Drehung auszuführen. Wo und wie diese erfolgt, habe ich nicht untersucht.

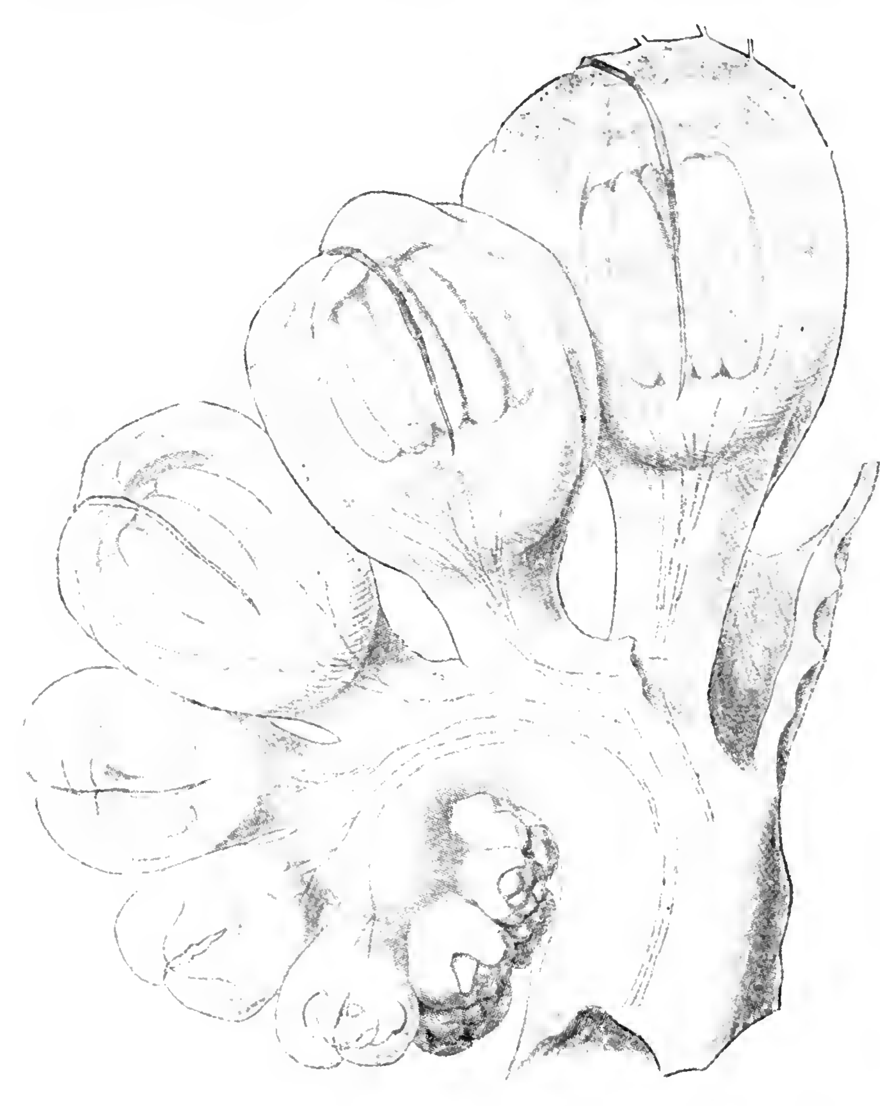


Fig. 3. Symphytum asperrimum. Boragoid von der Seite; man sieht, dass das Sympodium nicht nachträglich entsteht.

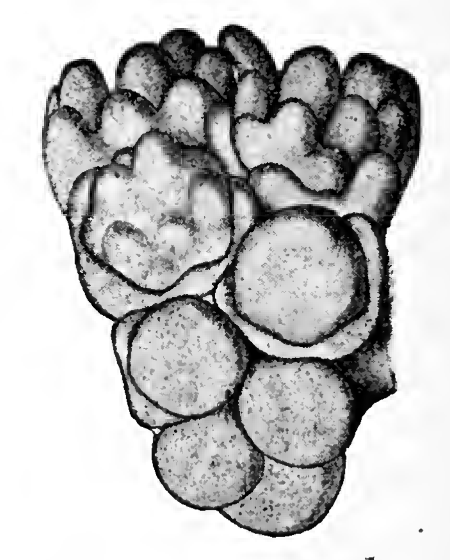


Fig. 4. Symphytum asperrimum. Boragoid etwas schief von oben.

Wir sehen, wie schon diese kurze Bemerkung zeigt, also schon bei Lamium eine, wenngleich nicht tiefgreifende Abweichung von den Stellungsverhältnissen, welche die Theorie annimmt, und zwar steigert sich diese Abweichung im Verlauf der Entwickelung. Bei den Boragoiden ist das in erhöhtem Maasse der Fall, weil hier noch die Bildung eines Sympodiums dazu kommt.

Ich halte mich dabei an Symphytum. Von dieser Pflanze untersuchte ich früher kräftig entwickelte Inflorescenzen; auch diesmal benützte ich gut gedüngte Exemplare von Symph. asperrimum, welche

eine Höhe von über 1,5 m erreichten, ein Umstand, den hervorzuheben nicht überflüssig ist, da er vielleicht die Verschiedenheit zwischen Muth's und meinen Ergebnissen zum Theile bedingt. Muth's Einwürfe beziehen sich auf zwei Punkte. Der eine beruht wohl auf einem Missverständniss. Wenn ich hervorhob (a. a. O. pag. 405), dass die Dorsiventralität des Boragoids von Anfang an vorhanden sei, dass also keine nachträgliche Verschiebung der Blüthen eintrete, so bezog sich dies nicht auf die erste Anlage der ganzen Inflorescenz, sondern auf die Anlage der einzelnen Blüthen am Ende der Inflorescenz; die erste Anlage habe ich, wie übrigens a. a. O. angegeben ist, nicht untersucht. Dass nun die Blüthen am Boragoid thatsächlich von Anfang auf der Oberseite des „Sympodiums" stehen, finde ich auch jetzt wieder bestätigt; ich verweise auf die Abbildungen Fig. 3 und Fig. 4. Die Frage ist weiter die, wie sie dort angelegt werden. Muth hebt hervor, meine Abbildung sei nicht richtig, die Blüthen träten nicht in Form kreisrunder Scheiben auf der Oberseite auf, sondern es werde der Vegetationspunkt in zwei ungefähr gleiche Hälften getheilt. Als „kreisrunde Scheiben" habe ich die Blüthen nicht auftreten lassen, sondern als „halbkugelige Höcker", was immerhin etwas Anderes ist. Ferner sagte ich, dass diese Höcker (bei den von mir untersuchten kräftigen Inflorescenzen) viel kleiner seien als der Vegetationspunkt. Muth findet, dass die Grösse der Höcker, die bei der „Theilung" des Vegetationspunktes auftreten, eine schwankende sei, wofür auch seine Figuren (z. B. Taf. X, 10) sprechen. Vorausgesetzt nun, dass eine „Theilung" eintreten würde, bei der stets ein Theilstück grösser als das andere ist, so würde das letztere als Seitensprossung an ersterem erscheinen, welches als der fortwachsende Vegetationspunkt des Sympodiums betrachtet werden kann. Dies war die Auffassung, zu der ich früher gelangte, und die ich auch jetzt wieder bestätigt finde, wenn ich aufgehellte Enden von Boragoiden unter Drehung von allen Seiten her betrachte. Ich fand es nicht bestätigt, dass — wie Muth angibt — eine „Theilung" des Vegetationspunktes des Boragoids eintritt, wobei die Theilstücke dann zu einzelnen Blüthen auswachsen würden. Vielmehr bleiben die Basalstücke der Blüthen von Anfang an mit einander im Zusammenhang, das Sympodium ist nicht ein nachträglich entstehendes, sondern ein „congenitales". Darin ist auch begründet, dass das zur Blüthe (mit freiem Stieltheil) werdende Stück bei allseitiger Betrachtung kleiner erscheint als der Rest. Die von Muth als unzutreffend bezeichnete Fig. 32 Taf. XII meiner früheren Arbeit finde ich der Hauptsache nach durchaus richtig. Nur der

Zwischenraum zwischen der jüngsten Blüthenanlage und der zweitjüngsten ist beim Umzeichnen für den Aubeldruck (das nicht von mir besorgt wurde) zu gross ausgefallen. Im Folgenden sei ausgegangen zunächst von einer Inflorescenz, die nicht so kräftig entwickelt war wie die früher dargestellte.

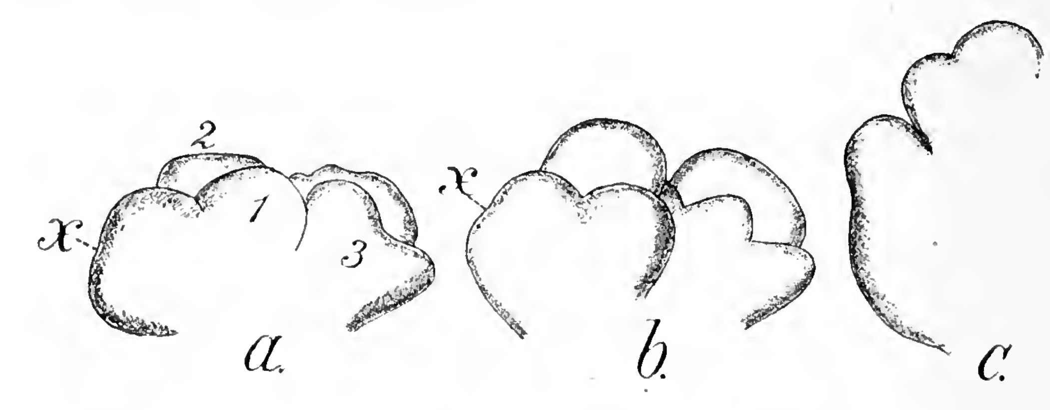


Fig. 5. Symphytum asperrimum. Ende einer Inflorescenz in verschiedener Lage. *a* seitlich, *b* schief von vorne, *c* schief von unten. Vergr.

In Fig. 5 stellt *a, b, c* dasselbe Inflorescenzende in verschiedener Lage dar. Es sind darin deutlich ausgegliederte Blüthen, 1, 2, 3, vorhanden. In Fig. 5 *a* sieht man die Inflorescenz seitlich von oben, die Blüthe 1 ist durch eine Furche von dem jüngeren Theile abgegrenzt, aber diese Furche geht nicht ganz herunter, sie grenzt nur auf der Oberseite des Blüthenstandes den Höcker 1 ab. Auf dem Ende der Inflorescenz ist bei *X* eine ganz leichte Einsenkung wahrnehmbar, die von einer seichten Furche herrührt. Oberhalb derselben findet offenbar die Anlagerung einer weiteren Blüthe statt, aber diese verbraucht zu ihrer Bildung nicht etwa die Hälfte des Endes der Inflorescenz, vielmehr einen viel kleineren Theil. Dies tritt namentlich auch in der Seitenansicht *b* hervor; es ist zunächst ersichtlich, dass zur Blüthenbildung immer nur ein oberes Stück des Blüthenvegetationspunktes benützt wird, ein unteres bleibt mit der Hauptmasse verbunden und wird zur Bildung des Sympodiums verwendet. Dieses erscheint also von Anfang an als ein einheitliches Gebilde, es kommt nicht durch nachträgliche Wachsthumserscheinungen zu stande, sondern ist von vornherein gegeben, und dass die Blüthenanlage kleiner erscheint als der Rest des Blüthenstandendes, dessen Vegetationspunkte, hängt damit zusammen (vgl. Fig. 6). Nur bei Oberansichten macht es also, wie schon früher betont, den Eindruck, als ob eine „Theilung“ des Vegetationspunktes eintreten würde. Die Seitenansichten zeigen, dass die „Theilung“ nicht auf die ganze Flanke herunter geht.[1]) Dass die

1) Bei anderen Borragineen und auch bei schwächeren Symphytuminflorescenzen, wird der Vorgang der Ausgliederung sich dem Verhalten der Lamium-

Blüthenanlage, wenn sie stärker hervortritt, durch eine Furche in Oberansichten vom Vegetationspunkt abgetrennt erscheint, ist ja selbstverständlich; es ist mir deshalb nicht klar geworden, weshalb Muth annnimmt, seine „Theilungszone“ sei mir entgangen. Bilder wie seine Fig. 6 auf Taf. X habe ich bei kräftigen Inflorescenzen nie gesehen, dagegen solche wie sie Fig. 4 auf Taf. XI abgebildet sind. Nur war bei meinen Präparaten unzweifelhaft der grössere der Höcker, hier der in der Figur nach oben, in Fig. 5 nach rechts liegende Höcker,

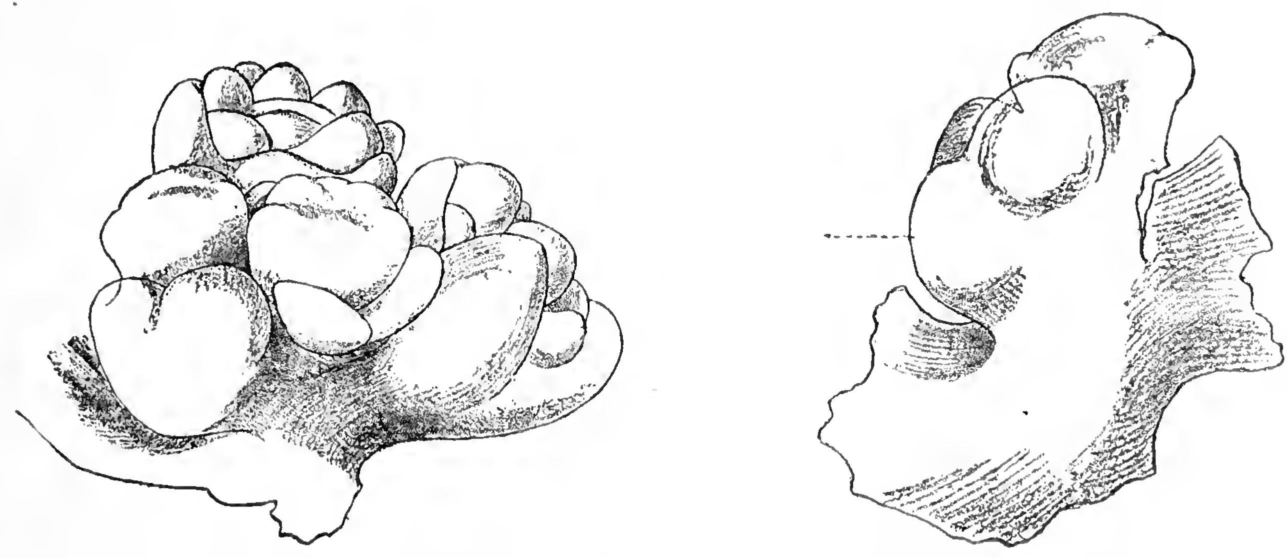


Fig. 6. Symphytum asperrimum. Links Boragoid, dessen Ende schief von oben gesehen ist. Rechts Vegetationspunkt desselben Boragoids (nach Wegpräparirung einiger Blüthen) in Seitenansicht.

der Inflorescenzvegetationspunkt; man sieht an diesem Schnitte deutlich, dass er weiter hinabreicht als die kleine Blüthenanlage; der untere, zur Stielbildung verwendete Theil des Vegetationspunktes nimmt ja an der ersten Ausgliederung zur Blüthe, wie wir sahen, keinen Antheil. Schon Čelakovsky (dessen Abhandlung Muth entgangen zu sein scheint) hat übrigens betont, dass die Grössenverhältnisse der Höcker (jüngste Blüthe und „Vegetationspunkt“) am Ende der Symphytuminflorescenz schwanke, und dass beide auch gleich sein können.

Ich kann deshalb nicht finden, dass die Muth'schen Angaben den früheren über die Art der Blüthenausgliederung etwas wesentlich Neues hinzufügen; durch die Untersuchung der ersten Anlegung der Boragoide hat dieser Autor aber eine Lücke ausgefüllt.

---

inflorescenzen nähern. Vgl. die Abbildungen von Cynoglossum officinale und Lithospermum arvense in meiner angeführten Abhandlung Taf. XII Fig. 40, 41, 42, und Čelakovsky's Abbildung von Symphytum, Flora 1881 Taf. IX Fig. 15.

Ueber die Wirkung von Manganverbindungen auf Pflanzen.

Von

O. Loew, K. Aso und S. Sawa.

Mit Abbildung im Text.

Referent: Oscar Loew.

(Aus der landwirthschaftlichen Abtheilung der Universität Tokyo.)

Seit lange ist bekannt, dass Mangan ein sehr häufiger Bestandtheil der Pflanzenaschen ist und dass es nicht selten die Menge des Eisens darin überwiegt. So enthielt die Asche von Buchenblättern in einem Falle 11,25 % Mn_3O_4 und bloss 1,07 % Fe_2O_3, die Asche der Birke 14,47 % Mn_3O_4 auf bloss 1,43 % Fe_2O_3.[1]) Ja in einem Falle machte das Manganoxyduloxyd sogar den Hauptbestandtheil der Pflanzenasche aus, nämlich 35,53 % und 41,23 % der Asche von Nadeln und Rinde von Pinus Abies.[2]) Obgleich Mangan in den verschiedensten Theilen der Pflanzen aufgefunden wurde, so soll es doch nach Pichard[3]) meist in Blättern und Sprossen in grösseren Mengen sich finden, als in den anderen Theilen. Auch in parasitischen Pilzen wurde es gefunden. Bertrand beobachtete es in der Asche von oxydirenden Enzymen, Aso[4]) als Bestandtheil eines Nucleoproteids aus Theeblättern. Im Thierkörper kommt Mangan in weit geringeren Mengen vor als in Pflanzen. Riche fand nur 0,5 mg Mn_3O_4 in einem Kilo Blut, während Andere angeben, nicht einmal Spuren gefunden zu haben. Wurzer (1833) beobachtete es in der Asche der Leber und Zähne, Weidenbusch in der Galle, Horsford (1851) im Harn, Pollacci (1871) in der Milch und Eiern, Maumené (1883) in Haaren und Knochen, Pichard (1898) in Mollusken, Krebsen, Sardinen, Schweineblut und Hühnereiern. Das allgemeine Vorkommen in Thieren scheint im Widerspruch zu stehen mit der starken Giftwirkung, welche Manganverbindungen bei subcutaner oder intravenöser Injection ausüben. Nach Kobert bilden so schon 8 mg Manganoxydul in der Form von citronensaurem Mangannatrium die tödtliche Dose für ein Kilo Körpergewicht des Hundes. Bei Ein-

---

1) Wolff's Tabellen der Pflanzenaschen I, pag. 121 ff.

2) J. Schröder, Jahresber. f. Agriculturchemie 1878. Auf Trockensubstanz der Blätter und Rinde berechnet, enthielt erstere 1,08 %, letztere 0,66 % Mn_3O_4.

3) Compt. rend. **126**, pag. 550.

4) Bulletin der landwirthschaftlichen Hochschule in Tokyo, Band 4 No. 3.

führung in den Magen sind dagegen weit grössere Mengen Manganoxydulverbindungen harmlos, weil die Resorption nur sehr gering ist.

Die wenigen bis jetzt mit Manganverbindungen an Pflanzen angestellten Versuche lassen bloss erkennen, dass Mangan das so nahe verwandte Eisen bei der Bildung des Chlorophyllgrüns nicht ersetzen kann und dass sie einen schädlichen Einfluss äussern können.[1]) Wie das Mangan wirkt, wenn es in sehr kleinen Dosen stetig zugeführt wird, wurde nicht untersucht.

Um zunächst die Art der schädlichen Einwirkung kennen zu lernen, wurden junge Erbsenpflanzen von 16—17 cm Höhe in eine Lösung von 0,25 % schwefelsaures Manganoxydul[2]) gebracht. Es trat hier jedoch so rasch Schädigung ein, dass nach fünf Tagen die meisten Blätter erschlafft, manche schon vertrocknet waren, so dass die Art der schädlichen Einwirkung hier nicht verfolgt werden konnte. Es wurde daher jene Lösung auf 0,1 % verdünnt und diesmal junge Gerstenpflanzen eingesetzt. Diese zeigten nach sieben Tagen eine gelbe Farbe und hatten kleine Wasserwurzeln entwickelt. Die Controlpflanzen in blossem Wasser waren noch normal grün und zeigten grössere Wasserwurzeln. Nach neun Tagen fingen einige Blätter an zu vertrocknen, es wurde deshalb der Versuch beendet und eine Prüfung auf oxydirende Enzyme vorgenommen. Die obere Hälfte der Blätter wurde abgeschnitten und 5 g mit etwas Quarzsand unter allmählichem Zusatz von 50 ccm Wasser fein verrieben. Die Reaction war nur schwach sauer, aber immerhin stärker als im Controlfall. Ein Kubikcentimeter dieses Filtrats (f) wurde nun mit 20 ccm dest. Wassers verdünnt und fünf Tropfen einer 2proc. Guajactinctur zugefügt, worauf eine intensiv blaue Reaction eintrat, welche weit stärker ausfiel als im Controlfall. In analoger Weise fiel auch die Reaction auf Peroxydase dort weit stärker aus, als die Oxydase durch kurzes Erwärmen auf 75° getödtet und nach raschem Abkühlen etwas Wasserstoffsuperoxyd und Guajactinctur zugefügt wurde. In noch markanterer Weise traten die Farbenunterschiede bei der Prüfung mit Guajacol und mit Paraphenylendiamin hervor. Ein Kubikcentimeter jenes Filtrats (f) wurde wieder mit 20 ccm Wasser verdünnt und fünf Tropfen einer 1proc. wässerigen Lösung von Guajacol und drei Tropfen verdünnten (2—3 %) Wasserstoffsuperoxyds zugefügt. Es trat fast momentan eine rothbraune Farbe von grosser Inten-

1) Vergl. Birner und Lucanus, Landw. Versuchsstat. 8, pag. 128 und Wagner, ibid. 13, pag. 69 und 218.

2) Auf wasserfreies Salz berechnet.

sität auf, während im Controlfall die Färbung weit schwächer war und sich langsamer entwickelte. Ein colorometrischer Vergleich nach 15 Minuten ergab eine noch etwas weniger als halb so intensive Färbung in letzterem Falle. In analoger Weise wurde die Reaction mit salzsaurem Paraphenylendiamin (unter Zusatz von essigsaurem Natron) und Wasserstoffsuperoxyd ausgeführt und ein ähnlicher Intensitätsunterschied der erzeugten grünen Färbung beobachtet. Diese Beobachtungen stimmen also mit denen G. Bertrand's[1]) überein, welcher fand, dass in Gegenwart von Mangansalzen die Oxydasen stärker oxydirende Kraft ausüben. Der Effect des Mangans scheint derselbe zu sein, als wie eine Vermehrung der Oxydasen, welche nach Beobachtungen von Albert F. Woods[2]) nach Verletzung von Blättern durch manche Blattlausarten und parasitäre Pilze eintritt und welche zur Gelbfärbung der verletzten Partien führt. Woods beobachtete auch in etiolirten Keimpflanzen einen höheren Gehalt an oxydirenden Enzymen als in normalen.

Bei den nächsten Versuchen wurde das Mangansalz noch mehr verdünnt und zugleich den Pflanzen alle mineralischen Nährstoffe dargeboten.

Versuch mit Rettigkeimlingen. Je zwei Keimpflanzen 5—6 cm hoch wurden in folgende Lösungen eingesetzt (26. November):

A 0,02 % $MnSO_4$ + Spur $FeSO_4$
B 0,02 % $MnSO_4$ + 0,02 % $MnSO_4$
C 0,02 % $FeSO_4$.

Die Lösungen erhielten ferner[3]):

Calciumnitrat . . .	0,2 %
Magnesiumsulfat . .	0,05 %
Kaliumnitrat . . .	0,15 %
Ammoniumsulfat . .	0,05 %
Monokaliumphosphat	0,05 %

Natürlich gingen bei der Mischung die obengenannten Sulfate in Phosphate über. Bei der hohen Verdünnung jedoch und der schwach sauren Reaction blieb genügend Mangan und Eisen in Lösung, um einen deutlichen Effect zu erzeugen. Zugleich wurde noch eine zweite Reihe mit Rettigkeimlingen, a, b, c, beobachtet, bei welcher die obigen

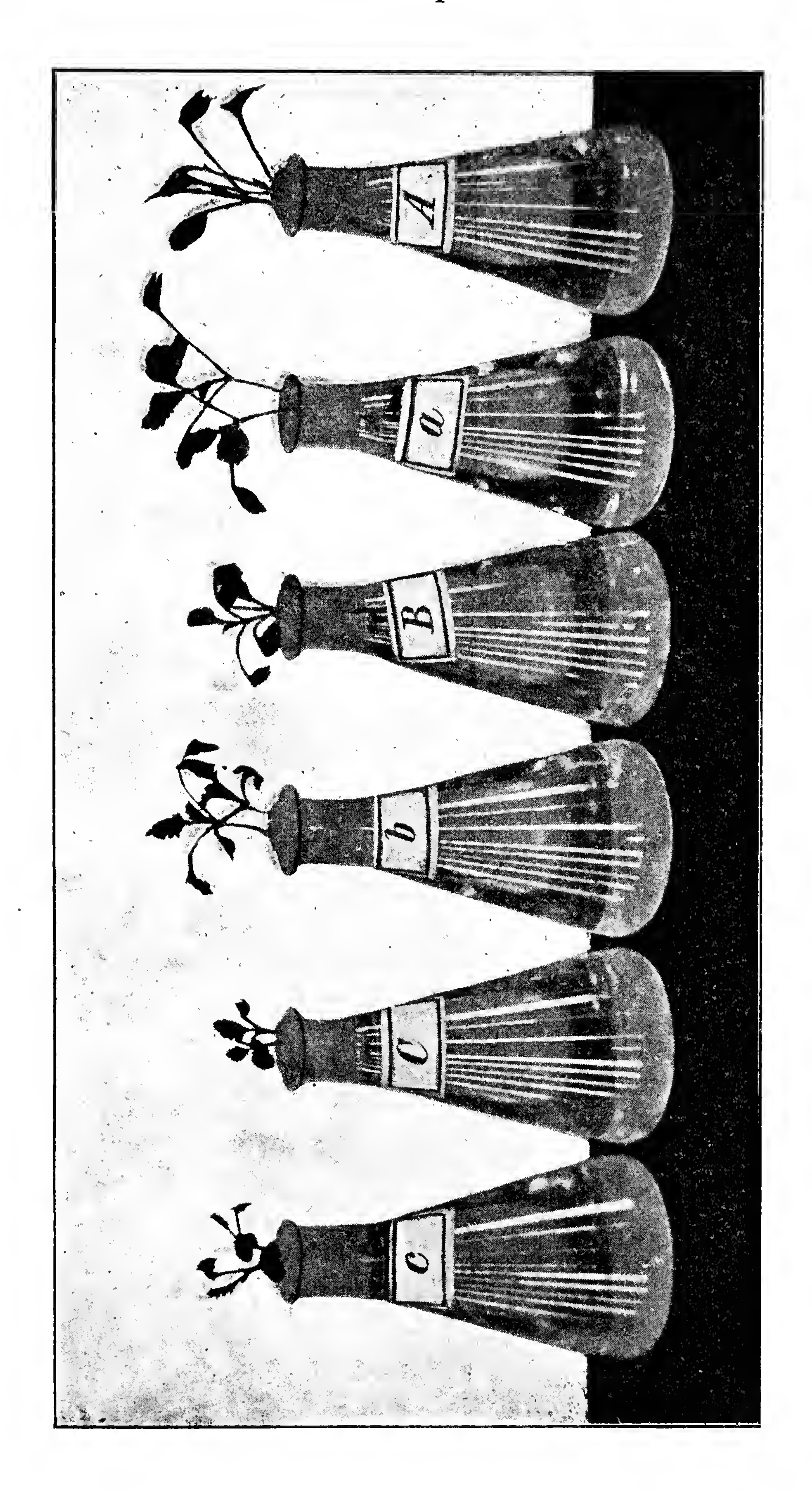
---

1) Compt. rend. 124, pag. 1032.

2) Centralblatt f. Bakt. II. Abt. 5, 745 [1899].

3) Die sämmtlichen Zahlenangaben beziehen sich nicht auf die Salze mit Krystallwasser, sondern auf die wasserfreien Verbindungen, wie oben.

Dosen von Mangan und Eisensulfat auf das Zehnfache und die mineralischen Nährstoffe auf das Fünffache verdünnt angewandt wurden. Die Pflanzen blieben bei Wintertemperatur in einem kalten Zimmer



(0°—6° C.) nahe am Fenster stehen. Trotz dieser niederen Temperatur wurde nach zwei Wochen schon ein ganz auffallender Unterschied beobachtet, den die beifolgende Photographie wiedergibt.

Am 14. Dezember wurden folgende Resultate erhalten[1]):

	Zahl der Blätter bei je zwei Pflanzen	Länge der Sprosse	Frischgewicht von je zwei Pflanzen
		cm	g
A	4 + 4	11,2 ; 10,0	1,20
B	4 + 4	8,4 ; 7,2	0,65
C	3 + 3	6,8 ; 6,0	0,35
a	4 + 4	11,5 ; 10,5	1,30
b	4 + 4	9,8 ; 8,8	0,90
c	3 + 4	8,2 ; 8,3	0,45

Erklärung zur Tafel. — Versuch mit Rettigpflanzen.

A: 0,02 % Manganosulfat + Spur Ferrosulfat
a : 0,002 % „ + „ „
B: 0,02 % „ + 0,02 % „
b : 0,002 % „ + 0,002 % „
C : kein Mangan, 0,02 % Ferrosulfat
c : „ „ 0,002 % „

Unter dem Einflusse des Mangans war also das Wachsthum nicht unbedeutend beschleunigt worden. Die Zunahme bei A und a, wo die dargebotene Eisenmenge nur eine Spur betrug, war grösser als bei B und b, wo bei gleichem Mangangehalt die Eisenmenge vermehrt war.[2]) Auch bei diesem Versuch war eine allmählich eintretende Gelbfärbung der Blätter unter dem Einflusse des Mangans wahrzunehmen. Die Blätter bei A und a waren stärker gelb als die von B und b, wo die Eisenmenge eine etwas grössere war. Die Keimpflanzen C und c in der manganfreien Lösung zeigten dagegen ein tiefes Grün.

Dieser Versuch musste leider bald darauf abgebrochen werden, weil an den Wurzeln eine Schwärzung durch parasitäre Pilze auftrat. Auch hier wurde das wässerige Extract der fein zerriebenen Blätter bezüglich der Intensität der Reactionen auf oxydirende Enzyme verglichen. Es wurden diesmal gleiche Blattflächen, nicht gleiches Gewicht, verglichen. Das Resultat war dasselbe wie bei obenerwähntem Versuch: weit intensivere Reactionen bei den Manganpflanzen.

1) Bei der Bestimmung des Frischgewichtes wurden die Wurzeln vorsichtig, um sie nicht zu verletzen, mit Fliesspapier abgetrocknet und die Wägung rasch bei niederer Temperatur vorgenommen.

2) Man könnte bei B einwenden, dass bei der Vermehrung der Eisenmenge ein beträchtlicher Antheil der vorhandenen Phosphorsäure in eine schwerer aufnehmbare Form übergegangen wäre. Dieser Einwand hätte jedoch kaum Berechtigung für die Lösung b.

Versuche mit Gerstenpflanzen. Es wurde hier eine Lösung von 0,02 % Manganosulfat + 0,01 % Ferrosulfat verglichen mit einer gleich starken Manganlösung ohne Eisen und einer, welche bloss 0,01 % Ferrosulfat enthielt (Controllösung). Ausserdem wurde noch zugesetzt:

Calciumnitrat . . . . 0,04 %
Magnesiumsulfat . . . 0,01 %
Kaliumnitrat . . . . 0,03 %
Monokaliumphosphat . . 0,02 %
Ammoniumsulfat . . . 0,01 %

Auch hier wurden die Gerstenpflanzen, je zwei in eine Lösung, am 27. März, bei noch ziemlich niederer Temperatur eingesetzt und in einem Zimmer beobachtet, dessen Temperatur in den ersten Wochen des Versuchs zwischen 4 und 12° schwankte. Eine auffallende Beförderung des Wachsthums unter dem Einflusse des Mangans war auch hier bald zu beobachten. Diese Versuche wurden abgebrochen, als die gelbliche Färbung bei den Manganpflanzen einen mässigen Grad erreicht hatte. Die Resultate der Messung sind aus folgender Tabelle ersichtlich:

Versuche mit Gerste.

	Datum der Messungen cm			Zunahme %
	27. März	9. April	22. April	
Mn	34,0	46,0	51,5	51,4
	38,0	47,2	55,5	46,5
Mn + Fe	35,5	59,0	60,0	71,8
	34,0	51,6	58,0	70,6
Fe (Control)	35,0	43,4	52,1	48,5
	35,0	50,3	57,7	64,9

Versuch mit Soyabohne. Die Lösungen waren hier dieselben wie in dem eben beschriebenen Falle. Es wurden je drei junge Pflanzen in jede der drei Lösungen eingesetzt und der Versuch erst beendigt, als die eingetretene Gelbfärbung grössere Dimensionen angenommen und durch Herabsetzung der Assimilationsthätigkeit die Pflanzen geschädigt hatte. Bei einer Pflanze der Gruppe I, welche auf das in der Pflanze gespeicherte Eisen angewiesen war, war bereits der Tod durch Verhungern eingetreten als der Versuch beendet wurde. Die Messungen sind aus folgender Tabelle ersichtlich:

Versuche mit Soyabohne.

	Datum der Messungen cm				
	25. März	8. April	22. April	30. April	10. Mai
I Mn	9,3	26,0	37,0	40,0	45,0
	10,2	22,0	25,4	35,0	40,5
	7,0	22,5	31,0	31,6	todt
II Mn + Fe	9,6	27,0	40,0	48,1	56,5
	9,8	26,0	40,2	43,5	43,5
	7,5	23,5	38,2	46,0	51,5
III Fe (Control)	7,8	24,1	36,5	45,5	56,5
	9,3	21,0	30,0	38,5	45,0
	8,4	24,2	35,0	43,5	49,0

Der Durchschnitt bei Gruppe II und III liefert folgende Zahlen für die Höhe der Sprosse[1]):

	25. März	8. April	22. April	30. April	10. Mai
Mangan und Eisen	8,9	25,3	39,4	45,8	50,5
Eisen	8,5	23,1	33,5	42,5	50,2

Bei den Pflanzen, welche Mangan und Eisen erhielten, bemerken wir ein rasches Ansteigen des Wachsthumes bis zum 22. April, dann tritt eine Verlangsamung dieser Intensität ein, so dass die Controlpflanzen am 10. Mai fast dieselbe Höhe erreicht hatten, als jene. Aus diesen Versuchen scheint also zu folgen, dass Mangan einen so schädlichen Einfluss auf das Chlorophyllgrün ausübt, dass der günstige Einfluss auf die Wachsthumsintensität völlig wieder aufgehoben wird. Dieser Schluss wäre aber weit über das Ziel hinausgeschossen. Sehen wir ja doch, dass ein nicht unbeträchtlicher Mangangehalt der Pflanzen in Feld und Wald statthaben kann, ohne dass die Chlorophyllbildung geschädigt würde. In der That haben unsere weiteren Versuche ergeben, dass die bei niederer Temperatur hervorgerufene Schädigung des Chlorophylls von den Pflanzen bei höherer Temperatur überwunden werden kann, wenn die aufgenommene Manganmenge nicht zu gross ist. Mehrmals beobachteten wir, dass die bei niederer Temperatur erzeugte Gelbfärbung wieder verschwand, wenn die Pflanzen einer Temperatur von 18—20° ausgesetzt wurden. Wahrscheinlich wird das Mangan bei intensiver Lebensthätigkeit der Zellen

1) Wir lassen hier die Reihe mit Mangan allein ausser Betracht, da eine Pflanze wegen zu weit fortgeschrittener Chlorose am 10. Mai schon abgestorben war.

zum grossen Theil in schwer- oder unlösliche Verbindungen übergeführt. Aso's oben erwähnte Beobachtung über das Vorkommen von Mangan in Form von Nucleinverbindungen gibt wahrscheinlich einen Fingerzeig in dieser Richtung. Fernere Versuche haben uns überzeugt, dass, wenn die dargebotene Mangansulfatmenge noch sehr klein ist, bei Sommertemperatur gar kein schädlicher Einfluss mehr zu beobachten ist, wohl aber noch eine Steigerung der Wachsthumsintensität stattfinden kann.

Versuch mit Reis. Bei einem weiteren Versuch wurde der Einfluss von Mangan auf Reis in Topfcultur beobachtet. Der Boden stammte aus der Nachbarschaft unserer landwirthschaftlichen Hochschule und war seit vielen Jahren nicht zu landwirthschaftlichen Zwecken benützt worden. Er enthielt 43,94 % an Theilchen unter 0,25 mm Durchmesser und dieser Anteil lieferte im lufttrockenen Zustande folgende Zahlen:

Wasser	17,39 %
Humus	11,40 %
Kali	0,27 %
Kalk	0,48 %
Magnesia	0,44 %
Phosphorsäure . . .	0,16 %

Es wurden drei Töpfe aufgestellt; jeder erhielt 8 kg Boden, 16 g Superphosphat, 10 g kohlensaures Kali und 16 g Chilesalpeter. Topf I erhielt keine weitere Substanz, II erhielt 200 ccm einer 0,1 proc. Lösung von Eisenvitriol, III dieselbe Menge Eisenvitriol und noch 200 ccm einer 0,1 proc. Lösung von Manganvitriol. Der Samen wurde am 24. Mai (1901) gesät, später aber die jungen Pflanzen auf sieben möglichst gleich grosse reducirt. Am 10. November wurde geerntet mit folgendem Resultat:

	I. Control	II. Eisen	III. Mangan u. Eisen
Zahl der Halme . .	19	20	18
Durchschnittshöhe .	58,6 cm	59,7 cm	64,6 cm
Stroh	45,7 g	46,5 g	48,7 g
Körner	5,7 g	7,0 g	11,2 g

Es ergibt sich also, dass unter dem Einflusse des Mangans die Strohproduction etwas, die Körnerproduction bedeutend gesteigert wurde. Auch das Eisenvitriol hatte, wenn auch in weit geringerem Grade, ertragssteigernd gewirkt. Die günstige Wirkung des Eisen- und

Manganvitriols auf einem Boden, welcher bereits Eisen und Mangan enthielt, beruht jedenfalls darauf, dass die feine Vertheilung und die Assimilirbarkeit in unseren Mischungen eine weit günstigere war als im ursprünglichen Boden. Auf Bodenarten, welche bereits Eisen und Mangan in leicht aufnahmbarem Zustande enthalten, dürfte eine weitere Zufuhr solcher Verbindungen kaum eine Ertragssteigerung herbeiführen.[1])

Es dürfte vielleicht die Vermuthung berechtigt sein, dass das Vorkommen leicht assimilirbarer Manganverbindungen einen nicht zu vernachlässigenden Factor der natürlichen Fruchtbarkeit gewisser Böden bildet. Leider wird bei Bodenanalysen nur selten der Mangangehalt mitbestimmt und Vergleiche der Zusammensetzung von Böden mit verschiedenem Grade natürlicher Fruchtbarkeit sind deshalb in dieser Richtung noch nicht möglich.

Worauf beruht nun die wachsthumsteigernde Wirkung von Manganoxydulverbindungen? Darauf lässt sich gegenwärtig noch keine ganz bestimmte Antwort geben, wohl aber können wir uns eine Hypothese bilden, welche viel Wahrscheinlichkeit für sich hat. Seit lange ist bekannt, dass Licht das Längenwachsthum verlangsamt. Dieses bis jetzt nicht erklärte Phänomen bildet einen sonderbaren Gegensatz zu der intensiven chemischen Arbeit, welche das Sonnenlicht in den Chlorophyllkörpern unter Mithilfe des lebenden Protoplasmas dieser Organoide verrichtet. Es wird hier in ausgiebigstem Maasse organischer Stoff fabricirt, und doch zugleich die directe Verwendung desselben als Baustoff verhindert. Abwesenheit des Lichtes bedingt somit dasselbe Resultat, wie Anwesenheit von Mangan, nämlich Beförderung des Wachsthums. Es scheint somit, als ob in beiden Fällen ein Hinderniss entfernt würde, welches die Lichtstrahlen hervorrufen, ein Hinderniss, welches vielleicht in der Erzeugung von gewissen schädlichen Stoffen in den Zellen unter dem Einflusse des Lichtes besteht. Solche Hemmungsstoffe oder „Ermüdungsstoffe“ existiren ja vielfach in den Gewächsen.[2]) Es ist nun wahrscheinlich die Rolle der Oxydasen, manche schädliche Nebenprodukte durch partielle Oxydation so zu verändern, dass sie keinen schädlichen Ein-

1) Dafür scheint auch ein früher auf einem andern Boden gemachter Versuch mit Tabak zu sprechen (L.). Versuche in grösserem Maassstabe und im Hinblick auf etwaige praktische Verwendung von Mangansalzen in der Landwirthschaft sind im Gange und wird darüber später in einer landwirthschaftlichen Zeitschrift berichtet werden.

2) Vgl. Reinitzer, Ber. d. botan. Ges. **11**, pag. 531 [1893].

fluss im grösseren Maasse ausüben können[1]. Wenn in Abwesenheit des Lichtes nun die Bildung solcher Substanzen sistirt ist, so begreift sich, dass die Oxydasen jetzt ihrer Aufgabe leichter gerecht werden können und dass die Function des Wachsthums nicht weiter gehemmt wird.

Nun wird aber, wie wir oben bereits gesehen haben, die Wirkung der Oxydasen durch Mangan gesteigert und es ist deshalb möglich, dass sie nun die partielle Oxydation der Hemmungsstoffe ebenso rasch ausführen können, als diese gebildet werden. Da so der hemmende Einfluss des Lichtes aufgehoben ist, kann das Längenwachsthum im Lichte ebenso fortschreiten, als in der Dunkelheit. Diese Hypothese schliesst natürlich nicht aus, dass andersartige Reizmittel aus einem etwas verschiedenen Grunde ebenfalls wachsthumsbeschleunigend wirken können.

1) Ich habe diese Hypothese bereits früher entwickelt im Report No. 59 des U. S. Department of Agriculture, Washington 1899 pag 27.

Litteratur.

F. G. Kohl, Untersuchungen über das Carotin und seine physiologische Bedeutung in der Pflanze. Mit 3 Taf. und 2 Abbild. im Text. Leipzig, Gebr. Bornträger. 1902.

In neuerer Zeit hat sich das Interesse der Botaniker mehr den gelben, das Chlorophyll begleitenden Farbstoffen zugewendet. Es lag das wohl hauptsächlich daran, dass sich der Aufgabe, den Chlorophyllantheil krystallinisch zu erhalten, zahlreiche Schwierigkeiten entgegenstellten, während das Carotin sowohl makrochemisch wie mikrochemisch verhältnissmässig leicht erhalten werden kann. Ferner ist der Grund hierfür auch darin zu suchen, dass schon nach den Engelmann'schen Versuchen kein Zweifel darüber bestehen konnte, dass auch den gelben Farbstoffen bei der Assimilation eine gewisse Rolle zufällt. Ob diese Rolle freilich so gross ist, wie Kohl will, erscheint mir noch nicht ganz erwiesen. Denn, wie ich gezeigt habe, kommt ja auch dem Chlorophyll selbst ein Absorptionsband in der blauen Spektrumhälfte (bei H—K) zu. Aber es unterliegt keinem Zweifel, dass die Bedeutung der gelben Farbstoffe für den Assimilationsprocess früher unterschätzt wurde. So ist es denn nur natürlich, dass Kohl's Carotinstudie vielfach auch auf den Assimilationsprocess und das Chlorophyll übergreift. Er theilt sogar eine eigene Hypothese der Sauerstoffbildung im Assimilationsprocesse mit (pag. 137).

Ueber das Carotin erfahren wir von Kohl eine Menge neuer Thatsachen, besonders über sein physikalisches Verhalten und auch die gesammte Carotin- und Xanthophyll-Litteratur erfährt eine zusammenhängende Darstellung. In der Einleitung umgrenzt Kohl den Begriff Carotin. Er bespricht dann die physiologische und biologische Bedeutung desselben, seine chemischen und physikalischen Eigenschaften, die Methode zum Nachweis und die der Darstellung des Carotins. Kohl hat, um das Carotin aus grünen Pflanzenorganen zu isolieren, meine Methode etwas modificirt. Aber die Ausbeuten scheinen doch auch bei dieser Methode so gering gewesen zu sein, dass eine Elementaranalyse nicht möglich war. Eine solche zu machen ist aber unerlässlich, schon um den auch jetzt noch nicht erbrachten stringenten Beweis zu liefern, dass das Carotin der Blätter wirklich mit dem Carotin der Carotte übereinstimmt. (Ich habe es daher vorläufig Xanthocarotin genannt). Aber auch erneute Analysen des Carotins sind nöthig, denn die Zahlen von Zeiss, Arnaud und Immendorff stimmen keineswegs mit einander überein. Ich kann, da ich mich in letzter Zeit wieder mit dem Gegenstande beschäftige, die Schwierigkeiten, die hier dem Analytiker entgegentreten, sehr wohl ermessen. Ich habe auch bei meinen Untersuchungen, die vielfach zu mit Arnaud nicht übereinstimmenden Resultaten führten, wieder gesehen, wie schwierig es ist, analysenreines Material zu erhalten. Denn es ist ganz richtig, was Kohl über die Zersetzlichkeit des Carotins sagt. Eine nach langen Mühen glücklich isolirte, für die Analyse bestimmte kleine Xanthocarotinmenge ist mir im Schwefelsäureexsiccator selbst im Dunkeln nach kurzer Zeit zu Grunde gegangen. Hier müssen neue Methoden der Analyse gesucht werden.

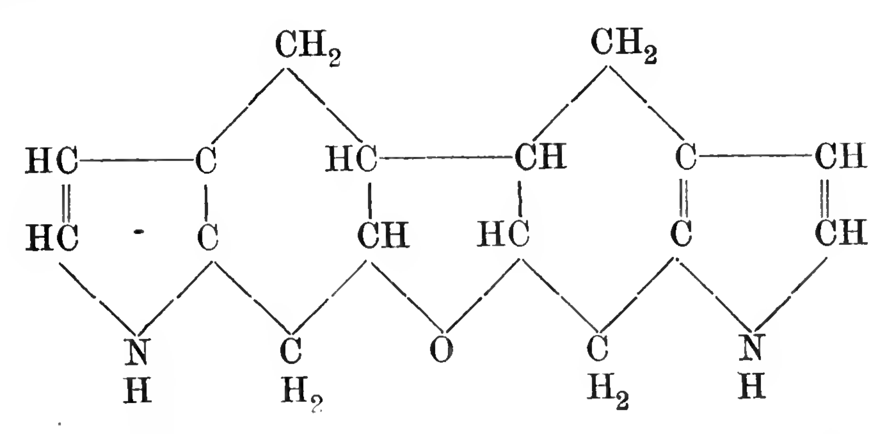
Kohl berichtet, dass das Xanthocarotin im Chlorophyllkorn noch von zwei anderen gelben Farbstoffen begleitet wird, von Schunck's Xanthophyll (K. nennt

es α-Xanthophyll) und meinem Xanthophyll (K. nennt es β-Xanthophyll). Ueber Schunck's Farbstoff habe ich mir noch kein ganz sicheres Urtheil bilden können. Dass wenigstens noch ein zweiter gelber Farbstoff in den Chromatophoren vorkommt, zeigen auch meine neueren Beobachtungen.

Ferner nimmt Kohl als Bestandtheil der „Grana", die ich auch jetzt noch nicht für Grana, d. h. Körner, sondern für mit einer weichen Masse erfüllte Höhlungen halte, drei weitere Körper an: zwei Chlorophylle (α und β) und Phytosterinester. Ich theile Kohl's Ansicht, dass die Phytosterine physiologisch wichtige Bestandtheile des Chlorophyllkorns sind. Leider kennen wir auch ihre Constitution nicht und — man möchte fast sagen — leider gibt es auch von ihnen mehrere. Die Sache complicirt sich immer mehr.

Auch über die Beziehungen von Chlorophyll, Etiolin und Carotin (Kohl hält Etiolin für Carotin), die herbstliche Färbung der Blätter, die Reindarstellung des Chlorophylls theilt Kohl einiges mit und schliesslich äussert er sich auch über die assimilatorische Function des Carotins, die Farbstoffe goldgelber Blätter und die quantitative Carotinbestimmung.

Die Untersuchungen sind zweifellos sehr verdienstlich. Es ist gut, dass sich die Botaniker wieder diesen Fragen zuwenden und dass Kohl es thut, ohne in die sonst in der Chlorophylllitteratur übliche Schärfe zu verfallen. Aber das letzte Wort hat in der ganzen Frage doch die Chemie. Die Chemiker haben die Chlorophyllfrage jetzt vom anderen Ende angefasst. Da es — vorläufig — nicht möglich ist, den grünen Farbstoff in analysenreiner Form zu fassen, wohl aber Abkömmlinge fassbar sind, so haben sie diese studirt. Die (von Kohl nicht erwähnten) Arbeiten von Nencki (Ber. d. d. chem. Ges. 1900 pag. 997 und 1687) über den Abbau des Phyllocyanins zu Hämopyrrol (Phyllocyanin ist identisch mit meiner Phyllocyaninsäure) und die Constitution des Humins zeigten einen gangbaren Weg, den Kern im Chlorophyll zu ermitteln. Es wird aber auf diesem Wege auch gelingen, von reindarstellbaren Derivaten zum Chlorophyll zurückzukehren. Dass die Phyllocyaninsäure dem reinen Chlorophyll sehr nahe steht, ist zweifellos, denn ihr Zinksalz gibt in der weniger brechbaren Hälfte ganz das gleiche Spectrum von ganz frisch hergestellter Chlorophylllösung. Die Methode des eingehenden Studiums fassbarer Derivate hat aber auch die nahen Beziehungen zwischen Chlorophyll und Blutfarbstoff aufgedeckt, Beziehungen, die von Schunck und Marchlewski auf chemischem, von mir auf spektralanalytischem Wege erkannt wurden. Kommt dem aus dem Chlorophyll dargestellten Phylloporphyrin (ich nannte den Körper Phyllopurpurinsäure) wirklich die jetzt schon sehr wahrscheinliche Formel



zu, so wäre der dem Chlorophyll zu grunde liegende Kern erkannt und der Weg gegeben zu dem reinen Farbstoffe der Blätter, wenn auch auf einem Umwege, zu gelangen. Auf die vorstehenden Studien, die von dem Thema, das sich Kohl ge-

stellt, etwas abseits liegen und die wohl deshalb von ihm nicht berücksichtigt wurden, wollte ich aber bei dieser Gelegenheit die Aufmerksamkeit der Botaniker lenken. Sie scheinen mir für die Frage sehr wichtig zu sein.

Sonst hat Kohl die Litteratur sehr vollständig mitgetheilt (gegen 800 Arbeiten werden citirt) und auch im Text berücksichtigt. Eine kleine Studie ist ihm entgangen: Behr, Beitrag zur Spektralanalyse einiger toxikologisch und pharmakognostisch wichtiger Farbstoffe mit besonderer Berücksichtigung des Ultraviolett (Forschungsberichte über Lebensmittel und ihre Beziehungen zur Hygiene etc. 1896).

Tschirch.

Julius Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. Zweite Auflage. Lief. 4—8. Leipzig, W. Engelmann.

Die neue Auflage von Wiesner's Rohstoffen ist in der Flora bereits von mir angezeigt worden. Ich habe bei der Besprechung der ersten drei Lieferungen die Stellung skizzirt, die diese bemerkenswerthe Publication in der Fachlitteratur einnimmt. Der rasche Fortgang, den das Werk nimmt und der es bereits bis zur achten Lieferung geführt hat (im Ganzen werden etwa zehn erscheinen) ermöglicht jetzt schon die Beantwortung der Frage, ob es das leistet, was es versprach. Die Frage darf durchaus im bejahenden Sinne beantwortet werden. Wiesner hat sich mit einem ganzen Stabe österreichischer Specialforscher umgeben, die die Bearbeitung der einzelnen Capitel übernommen und (was wichtiger ist) auch pünktlich durchgeführt haben. Er selbst ergreift nur selten allein das Wort, doch sind von ihm z. B. das Capitel Stärke (anatomischer Theil) und der beinahe zwei Lieferungen umfassende Abschnitt „Fasern“ redigirt. Das vegetabilische Wachs und die Pflanzenfette hat Mikosch (Brünn), den Campher und die unterirdischen Pflanzentheile v. Vogl (Wien), den chemischen Theil des Capitels Stärke Zeisel (Wien), die Hefe Lafar (Wien), die Algen und Flechten F. Krasser (Wien), die Gallen Figdor (Wien), die Rinden v. Höhnel (Wien) und die Hölzer K. Wilhelm (Wien) mit Zeisel (für den chemischen Theil) bearbeitet. Auch das letztgenannte Capitel „Hölzer“ ist sehr umfangreich und tritt, was die Bedeutung anlangt, ganz an die Seite von dem Capitel „Fasern“.

Auch in den neuen fünf Lieferungen tritt das Bestreben hervor, die weitverstreute Litteratur kritisch zu verarbeiten. Einzelne Capitel sind ausgezeichnet gelungen. Das gilt z. B. von dem Capitel Fasern, in dem extensiv und intensiv das Beste geboten ist, was auf dem Gebiete seither geleistet wurde. Es geht noch über die vortrefflichen Höhnel'schen Faserstoffe, die hier vielfach grundlegend wirkten, hinaus. Denn auch den Papieren (bekanntlich einem Lieblingsthema Wiesner's) ist eingehende Berücksichtigung zu Theil geworden. Nächst dem Capitel „Fasern“ ist das Capitel „Hölzer“ besonders eingehend durchgearbeitet. Es ist eine vollständige Lehre der Rohstoffe des Tischler- und Drechslergewerbes, aber botanisch vertieft. Diese botanische Vertiefung des ja bekanntlich leicht verflachenden Gegenstandes tritt auch bei anderen Capiteln hervor, z. B. bei den Fasern, bei der Stärke und anderwärts. Bevor in die detaillirte Beschreibung eingetreten wird, gibt der Verfasser eine rein botanische Einleitung.

Auch der Gedanke für die rein chemische Seite der Aufgabe Chemiker heranzuziehen, ist gut. In den ersten Lieferungen begegneten wir bereits Bamberger (für die Harze) und Zeisel (bei dem Gummi). Auch in den späteren Lieferungen hat Zeisel mitgeholfen (bei der Stärke und den Hölzern). Bei

einigen Capiteln, bei denen kein Chemiker mitgeholfen hat, hätte es nichts geschadet, wenn einer hinzugezogen worden wäre. Die Rohstofflehre ist zwar nicht in dem Maasse wie die Pharmakognosie chemisch geworden, kann aber der Chemie doch nicht ganz entbehren.

Der Begriff „Rohstofflehre“ ist recht weit gefasst. Man kann sich wirklich fragen, was Cascarillrinde, Chinarinde und Zimmt darin zu suchen haben. Aber ich bin, wie ich dies schon neulich hervorhob, kein Freund strenger Absperrung der „Fächer“ gegen einander und nehme auch für die Pharmakognosie das Recht in Anspruch, gelegentlich in die Rohstofflehre überzugreifen.

In Text und Abbildungen erfüllt dies schöne Werk die Erwartungen vollständig, auch bezüglich sorgfältiger Benutzung der Litteratur und klarer übersichtlicher Darstellung. Tschirch.

Huber J., Arboretum amazonicum. Iconographie des plantes spontanées et cultivées les plus importantes de la région amazonienne. Verlag des polygraph. Inst. Zürich. 10 Lieferungen à 10 Tafeln.

Von diesem Werke sind bisher die beiden ersten Decaden erschienen. Sein Herausgeber, Dr. Huber, ist Vorsteher der botanischen Section des staatlichen Museums für Naturgeschichte und Ethnographie zu Pará. Durch diese seine Stellung ist er in der Lage, viel besser, als ein nur flüchtig ein Gebiet bereisender Forscher typische Vegetationsbilder auszuwählen. Die Reproduktionen sind nach Photographien in Lichtdruck angefertigt und zwar in einer Grösse von 20×28 cm. Jeder Tafel ist ein erklärendes Blatt beigefügt, das in spanischem und französischem Text Angaben über Vorkommen oder Cultur der abgebildeten Pflanzen enthält.

Schon in den beiden ersten Lieferungen sind die hauptsächlichsten Vegetationsformen jener Gegend vertreten.

Von der Prärie und Savanne liegen zwei Tafeln vor, wovon die eine zwei Bilder der Tucuma-Palme *(Astrocaryum Tucuma)* enthält, die sich durch die hohe Eleganz ihres Wuchses auszeichnet.

Vegetationsbilder aus dem Wald sind in grösserer Zahl vorhanden, die uns von der Ueppigkeit des Pflanzenwuchses in diesen feuchtwarmen Gegenden einen Begriff geben können, so besonders die XI. Tafel mit der Ubusser Palme *Manicaria saccifera)*, unter deren mächtigen, bis 10 m langen Blättern die Menschen zwerghaft erscheinen. Interessant ist auch das Bild, welches eine alte, jetzt aufgegebene Plantage der Tembe-Indianer darstellt. In einer Rodung des Urwaldes erblicken wir die z. Th. schon wieder überwucherte Cultur von Zuckerrohr und Manihot. Hier mögen auch die Bilder von Culturpflanzen, die aus dem Wald stammen, erwähnt werden. Besonders hübsch ist die Tafel mit einer *Dipterix odorata,* die die Toncabohnen liefert.

Am zahlreichsten sind die Bilder von der Vegetation der Flussufer. So bringt Tafel XV einen prächtigen Bestand stelzfüssiger Mengroven. Die feuchte Flussniederung ist auch der Ort, an dem *Phytelephas* gedeiht (Taf. III). Der Kautschukbaum, *Hevea brasiliensis,* wird uns in einem jungen und einem alten Exemplar vorgeführt; ein weiteres Bild zeigt, wie die Eingeborenen den gewonnenen Milchsaft durch Räuchern gerinnen lassen und so den Rohkautschuk fabriciren. Künstlerisch vollendet ist die Tafel XII, die ein von prächtigen Javary-Palmen überragtes Flussufer darstellt. Schliesslich seien noch die beiden

Flussbilder mit der für das Gebiet des Amazonenstromes so typischen *Victoria regia* erwähnt.

Wenn diese Publication in ebenso sorgfältiger Weise, wie bisher, weitergeführt wird, so wird sie als Ganzes ein schönes, pflanzengeographisch sehr wertvolles Werk bilden, das sich auch für die Demonstrationen in Vorlesungen vorzüglich eignet. G. Senn.

Friedrich Hildebrand, Ueber Aehnlichkeiten im Pflanzenreich. Eine morphologisch-biologische Betrachtung. Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann. Preis Mk. 1.60.

Der Verfasser bestrebt sich nachzuweisen, „dass innerhalb des Pflanzenreiches von den sog. Nachäffungen (Mimicry) nicht die Rede sein kann". Seine Ausführungen sind aber ein Schlag ins Wasser. Denn wer sollte wohl so kritiklos sein, ohne experimentellen Nachweis die Behauptung, dass z. B. Lamium album durch seine Aehnlichkeit mit Urtica gegen thierische Feinde geschützt sei, für eine „Erklärung" dieser „Aehnlichkeit" zu halten? Ein Nichtbotaniker, der Hildebrand's Ausführungen liest, muss einen merkwürdigen Begriff von dem Stande der Anpassungslehre in der Botanik bekommen. Für den Botaniker ist die Anführung der Beispiele, mit denen Hildebrand seine angeblichen Gegner bekämpft, unnöthig, langweilig und theilweise komisch. Denn niemand wird doch wohl im Ernste behaupten, dass die Früchte von Kigelia africana eine „merkwürdige Aehnlichkeit mit Dingen, welche aus dem Thierreich stammen" bieten, indem sie „auffallend Leberwürsten ähnlich sein sollen". Sie sind denselben ebenso auffallend ähnlich, wie etwa zuweilen Wolken einem Krokodil oder Felszacken einem menschlichen Kopf. Es wäre eine schöne Aufgabe gewesen zu zeigen, 1. dass die meisten „Aehnlichkeiten" eben nur bei oberflächlichster Betrachtung so erscheinen, und 2. den Wegen nachzugehen, auf denen es zur Ausbildung von Aehnlichkeiten kommt. Abgesehen von einigen bekannten Beispielen konvergenter Anpassungen findet sich darüber aber in dem vorliegenden Schriftchen nichts. K. G.

Eduard Strasburger, Das kleine botanische Praktikum für Anfänger. Vierte, umgearbeitete Aufl. Jena, Verlag von Gustav Fischer. Preis brosch. Mk. 6.—, geb. Mk. 7.—.

Die Strasburger'schen „Praktika" sind längst so bekannt und anerkannt, dass es genügt, kurz auf das Erscheinen einer neuen Auflage hinzuweisen. Dass in dieser Text wie Abbildungen einer eingehenden Prüfung und Ergänzung unterzogen sind, braucht bei der bekannten Sorgfalt, die der Verf. diesen Büchern widmet, kaum erwähnt zu werden.

1. **Dr. F. Pfuhl, Der Unterricht in der Pflanzenkunde durch die Lebensweise der Pflanze bestimmt.** Leipzig, Verlag von B. G. Teubner. Preis Mk. 2.80.
2. **F. Panther, Bau und Leben der Pflanzen, zugleich eine Anleitung zu anatomischen und physiologischen Untersuchungen.** Mit 68 Abbildg. Breslau, Verlag von Ferd. Hirt. Preis Mk. 1.50.
3. **Paul Säurich, Im Walde.** Bilder aus der Pflanzenwelt u. s. w. Leipzig, Verlag von Ernst Wunderlich, 1902. Preis Mk. 3.—, geb. Mk. 3.60.

Die Bestrebungen, den botanischen Unterricht in den Mittelschulen anders zu gestalten, können die Vertreter der Botanik auf den Hochschulen nicht gleichgiltig lassen. Bis jetzt hat der botanische Unterricht an den Universitäten ja eigentlich immer ab ovo beginnen müssen; vorausgesetzt werden konnte so gut wie nichts. Es ist das gewiss kein wünschenswerther Zustand, er steht einer Vertiefung der botanischen Vorlesungen hemmend im Wege. Aber auch abgesehen von den Schülern, welche später die Universität beziehen, muss es jedem Botaniker am Herzen liegen, dass seiner Wissenschaft die Stellung im Unterrichte eingeräumt wird, die ihr gebührt. Im grossen Publicum hält man für das Ziel der Botanik immer noch das vor 150 Jahren maassgebende „optimus botanicus is est, qui plurimas novit plantas“. Gewiss ist die Kenntniss der einzelnen Pflanzenformen etwas Werthvolles, aber sie kann doch nur immer Mittel zum Zweck sein. Und gegenüber der einseitig terminologischen und bestimmenden Richtung, welche im botanischen Unterricht vielfach herrschte, macht sich unter den Schulmännern neuerdings vielfach eine andere Richtung geltend, die, welche, wie das erste der drei genannten Bücher sagt, nicht Pflanzenkenntniss, sondern Erkenntniss erstrebt. Das Pfuhl'sche Buch setzt in vortrefflicher Weise aus einander, wie der Lehrer den Schüler zur eigenen Beobachtung, zur Fragestellung an die Natur anleiten kann; erst, wenn der Schüler dazu angehalten wird, sich die Kenntnisse selbst zu erwerben, wenn er beobachtet, nachdenkt und schliesst, kann der naturgeschichtliche Unterricht seinen ganzen Werth entfalten. Wie anders muss er dann wirken, als wenn 10—12jährige Schüler (wie Referent dies als Prüfungskommissär mehrfach erlebt hat) dazu dressirt werden, „die Bestandtheile der Zelle“ — von denen sie natürlich keine Anschauung haben können — auswendig zu lernen. Das hat nicht mehr Werth als die „verba auf μι“. Das Pfuhl'sche Buch sei also denen, die sich für die Methodik des Unterrichtes interessiren, ganz besonders empfohlen.

Das zweitgenannte Buch will auf Grund anatomischer und physiologischer Untersuchungen in das Verständniss des Pflanzenbaues und -lebens einführen. Es bringt für sehr billigen Preis recht viel, ist aber mehr für Lehrer als für Schüler geeignet; auch dürfte die praktische Seite wohl mehr in den Vordergrund treten. Wer z. B. die Anweisung zur Untersuchung von Penicillium befolgt, wird in 90 von 100 Fällen nicht die Hyphen, sondern die Conidien sehen; wenn bei der Heterostylie angegeben ist, „man untersucht mehrere Blüthen der Primel“, so genügt das nicht, man muss mehrere Stöcke vergleichen Auch ist die Darstellung nicht immer korrekt; Kelch- und Blumenblätter, Staub- und Fruchtblätter gehören nicht wie pag. 127 angegeben wird, zu den Hochblättern; die in Fig. 67 abgebildete Mimose zeigt nicht „Tagstellung“ und Schlafstellung, sondern die letztere ist das Bild einer Mimose, deren Blätter durch Erschütterung gereizt sind. Kurz das Büchlein macht den Eindruck, als sei es mehr aus Litteraturstudien als aus eigener ausgedehnter praktischer Erfahrung hervorgegangen.

Das Säurich'sche Buch gibt, im Anschluss an die Besprechung von 24 verschiedenen Pflanzen eine Biologie der Pflanzen überhaupt. Die Darstellung ist auch hier eine ansprechende und anregende, zu bedauern ist nur, dass der Verf., einem in Deutschland immer noch bei populären Büchern üblichen Brauche folgend, geglaubt hat, eine Anzahl Gedichte mitgeben zu müssen, die theilweise recht minderwerthig sind.

Auf alle diese Bücher hat Kerner's „Pflanzenleben“ mächtig eingewirkt. Es ist ohne Zweifel ein grosses Verdienst dieses Buches, dass es weite Kreise

wieder auf die Lebensvorgänge und Anpassungserscheinungen der Pflanzen aufmerksam machte und durch seine fesselnde Darstellung das Interesse für „Biologie" namentlich auch in den Kreisen der Lehrer weckte. Aber auch die Schattenseiten des Buches — Mangel an Kritik und ein gänzlich veralteter Standpunkt in allem Morphologischen — wirken in den Büchern, die aus dem „Pflanzenleben" hervorgegangen sind, nach. Dafür liessen sich nicht wenige Beispiele anführen. Wenn u. a. im Säurich'schen Buche gesagt wird, dass die Antheridien der Moose den „Staubgefässen" (wann wird dieser Namen endlich verschwinden) „entsprechen", so wäre mindestens beizusetzen gewesen, ihrer Leistung nach. Die Uebertragung der Spermatozoen auf die Archegonien als „Bestäubung" zu bezeichnen aber ist ganz verkehrt. Auch dass die Einrollung der Farnwedel nicht mit dem Durchbrechen durch die Erde zusammenhängen kann, ist leicht ersichtlich. Indes solche Mängel werden sich nie ganz vermeiden lassen und können nicht die Freude darüber trüben, dass Bücher wie namentlich 1. und 3. einen wesentlichen Fortschritt für den Unterricht in der Botanik darstellen.

Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz. Band I Heft 3. Algues vertes de la Suisse. Pleurococcoïdes-Chroolepoides par **R. Chodat.** Bern, Druck und Verlag von K. J. Wyss 1902.

In einem stattlichen Bande von 373 Seiten gibt der Verf., der mit seinen Schülern ja vielfach auf dem Gebiete der Algologie thätig gewesen ist, nicht etwa einen Katalog der Algen, sondern eine sorgfältige Monographie der einzelnen in der Schweiz beobachteten Chlorophyceengruppen und Anweisungen zur Untersuchung derselben. Nach einer Litteraturübersicht wird besprochen die Einsammlung und Aufbewahrung der Süsswasseralgen, ihre Morphologie, Biologie und Classification. Ein reiches (vielfach auch neues) Beobachtungsmaterial ist mitgetheilt; besonders erwünscht sind die zahlreichen Originalabbildungen (im Ganzen 264), welche das Studium der Algen ausserordentlich erleichtern. Der Verf. hat so ein sehr dankenswerthes Werk geschaffen, das für jeden, der sich mit Algen eingehender beschäftigt, unentbehrlich ist, aber auch der allgemeinen Botanik zahlreiche interessante Daten bietet.

Flora arctica, containing descriptions of the flowering plants and ferns, found in the arctic regions, with their distributions in these countries, illustrated by numerous figures in the text, edited by **C. H. Ostenfeld,** inspector at the botanical museum of the university of Copenhagen. Part I. Pteridophyta, Gymnospermae and Monocotyledones by C. H. Gelert and C. H. Ostenfeld. Copenhagen. Det nordiske Forlag (Bogforlaget Ernst Boiesen) 1902. Preis 5 sh.

Es war ein sehr glücklicher Gedanke, eine Gesammtbearbeitung der arktischen Vegetation zu unternehmen. Ist doch die Litteratur gerade auf diesem Gebiete eine weit zerstreute (vielfach finden sich Angaben als Anhang zu Reiseberichten etc.) und oft schwer zugängliche; dabei sind ja die arktischen Pflanzen nicht nur für den Systematiker und Pflanzengeographen, sondern auch für den Biologen von hervorragendem Interesse. Das Werk ist also ein sehr erwünschtes. Es ist entstanden auf Anregung Warming's und gedruckt auf Kosten des „Carlsbergfund", welchem die Botanik schon manche bedeutende Förderung verdankt.

K. Goebel.

Zur Physiologie des Dictyostelium mucoroides.

Von

George Potts, B. Sc. (Dun.).

Hierzu 4 Textfiguren.

Die Myxomyceten, die bekanntlich auf der Grenze zwischen Thier- und Pflanzenreich stehen, haben sowohl für Botaniker als für Zoologen ein grosses wissenschaftliches Interesse. Die typischen Vertreter der Familie gleichen den Thieren darin, dass sie feste Nahrung aufnehmen können, während ihre Fortpflanzung die der Pflanzen ist.

Dictyostelium mucoroides wurde 1869 von Brefeld bei Halle auf Pferdemist wachsend gefunden. Brefeld (1)[1]) hatte das Verdienst, durch Cultur von *Dictyostelium* dessen Lebensgeschichte und alle wesentlichen morphologischen Merkmale ausser dem des Pseudoplasmodiums zu entdecken. Die Arbeit beschäftigt sich auch mit der Ernährung des D. m. Die auffallende Structur des Plasmodiums wurde erst von Van Tieghem (9) 1880 entdeckt. Van Tieghem war auch der erste, welcher nachwies, dass jede Stengelzelle und jede Spore je von einer einzelnen Amöbe herstamme. Vier Jahre später wurden die beiden Van Tieghem'schen Entdeckungen durch die zweite Brefeld'sche Abhandlung (2) constatirt. Etwas später veröffentlichte Grimm (3) eine Arbeit, in der er den Bau und die Theilung des Kernes beschrieb. Nadson (4) hat 1899 D. m. auf mehreren künstlichen Medien gezüchtet, will auch eine absolute Reincultur bekommen haben, obgleich er fand, dass D. m. sich viel üppiger entwickelte, wenn Bacterien vorhanden waren, besonders *Bact. fluor. liq.*, zwischen dem und D. m. eine Symbiose bestehen soll.

Die aus den Angaben der oben angeführten Autoren hervorgehende Lebensgeschichte dieses Organismus (s. Fig. 1), über die sich jedermann selbst in wenigen Tagen unterrichten kann, wenn er ihn in einem Tropfen Pferdedungextract züchtet, ist folgende: Die Sporen keimen und erzeugen Amöben, die wachsen und sich eine Zeit lang theilen. Dann nehmen die Amöben eine charakteristische länglich-flache Form an und legen sich zu bandähnlichen Protoplasmamassen zusammen, die sich strahlenförmig um das Centrum gruppiren,

---

1) Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf die Litteraturangaben am Ende der Arbeit.

um welches die Amöben sich zu häufen begonnen hatten. Die Fäden oder Bänder sammeln sich zu langen fliessenden Armen, die nach und nach in die Hauptmasse übergehen.

Die Erscheinung des D. m. in dem plasmodischen Stadium ist sehr charakteristisch und unvergesslich für jeden, der sie einmal gesehen hat. Man kann sie mit dem Wurzelsystem einer Fichte ver-

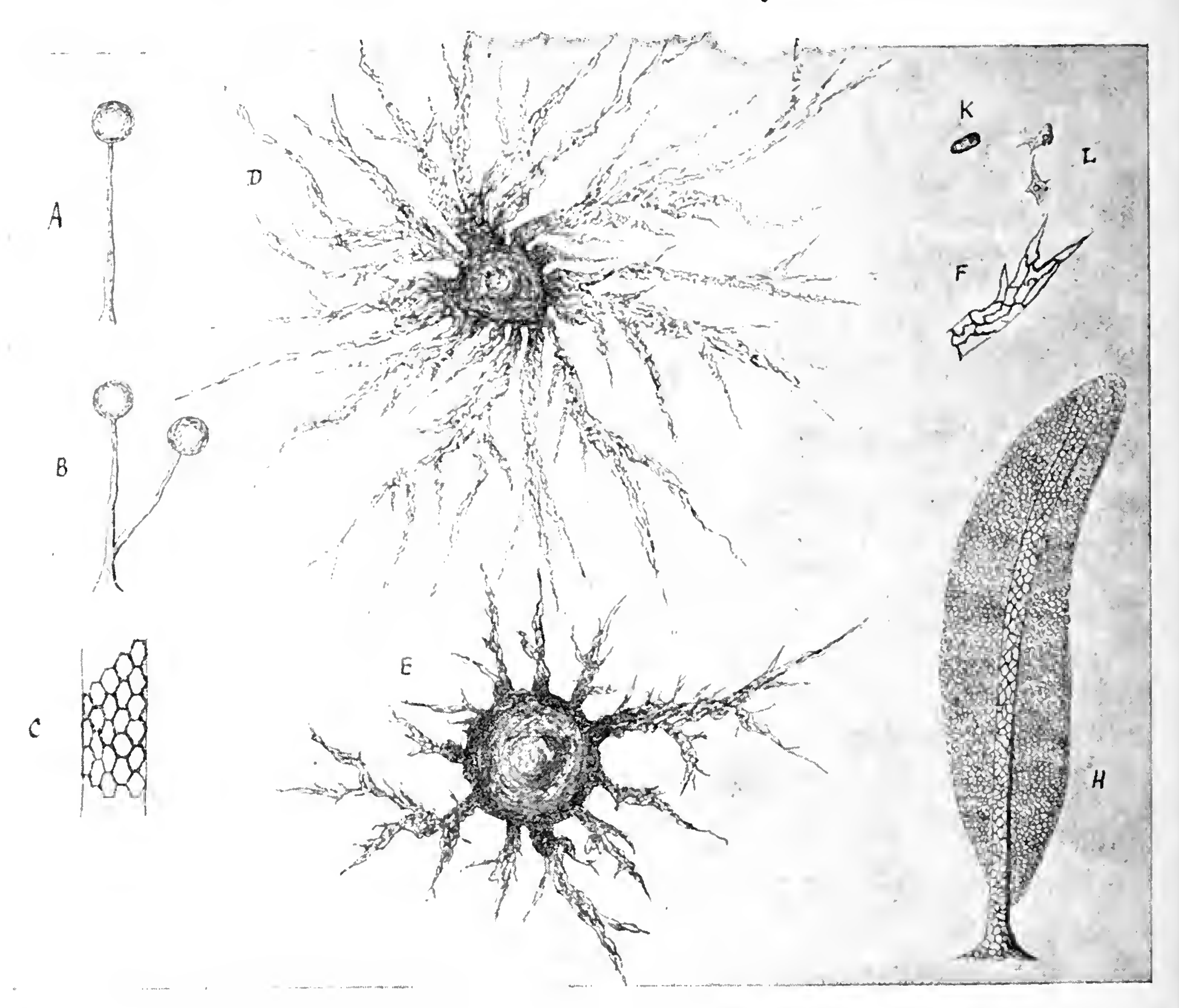


Fig. 1. Dictyostelium mucoroides. — *A* Frucht ohne Aeste. — *B* Frucht mit Ast. — *C* Stück des Stengels im optischen Durchschnitt bei stärkerer Vergrösserung. — *D* Pseudoplasmodium im ersten Stadium.[1] — *E* Pseudoplasmodium im späteren Stadium.[1] — *F* Stück des Pseudoplasmodiums bei stärkerer Vergrösserung. — *H* Hinaufkriechen des Pseudoplasmodiums an dem sich entwickelnden Stengel. Im optischen Durchschnitt gezeichnet. — *K* Spore. — *L* Amöben mit Kern und Vacuole.

gleichen. Die horizontalen Wurzeln werden durch die fliessenden Arme des Plasmodiums vertreten und die Hauptmasse der Amöben gleicht der Grundfläche des Stammes. Die Aufhäufung der Amöben

1) Die Aufzeichnungen *D, E* und *H* wurden mit Hilfe des Brefeld'schen *Polysphondylium violaceum* gezeichnet.

bringt sie in Berührung mit der Luft, worauf sich der Stengel bildet. Während der Sporangiumträger länger wird, kriecht der Rest des Plasmodiums an ihm entlang und sammelt sich endlich auf einen Haufen an der Spitze, um sich schliesslich in eine Sporenmasse zu verwandeln. Die für den ganzen Lebensgang nöthige Zeit beträgt durchschnittlich 3—5 Tage.

D. m. unterscheidet sich in manchen wichtigen Punkten von den typischen Vertretern seiner Familie. Vor allen Dingen kennt es kein Schwärmsporenstadium, d. h. die Amöben sind zu keiner Zeit mit Flagellen versehen. Weiter verschlingt D. m. keine Bacterien. Ein grosser Unterschied liegt in dem sog. „Plasmodium"; denn obgleich die Amöben sich sammeln, wird doch kein Plasmodium im wahren Sinne des Wortes gebildet, da keine Fusion der Amöben stattfindet und die gesammelte Amöbenmasse thatsächlich nur ein Pseudoplasmodium ist. Man überzeugt sich davon, wenn man ein Deckgläschen über ein in der Entwickelung begriffenes Plasmodium legt und einen leichten Druck ausübt, — in allen Stadien, von der ersten Bildung der oben beschriebenen bandähnlichen Massen von Protoplasma an bis zur vollendeten Bildung der letzten Spore, genügt ein schwacher Druck, um den zurückbleibenden Theil des Pseudoplasmodiums in die einzelnen Amöben zu zertheilen. Die charakteristische Gestalt der Amöben vor ihrem Zusammenschluss ist in dem Plasmodialstadium beibehalten und wenn man einen Tropfen, der solch ein Plasmodium enthält, rasch verdunsten lässt, so kann man das Plasmodium sich in die einzelnen Amöben, die dann zu Grunde gehen, zertheilen sehen. Die Amöben behalten ihre Individualität in jeder Hinsicht: Die Zellen des Sporangiumträgers werden jede von einer einzelnen Amöbe gebildet, ebenso sogar die Sporen. So auffällig schon diese Eigenschaft des Plasmodiums ist, es hat einen noch viel wichtigeren Charakter, nämlich seinen flüchtigen Bestand. In einem echten Plasmodium, wie es bei den typischen Vertretern der Familie zu finden ist, strömen die Amöben ineinander, sie verschmelzen mit einander und bilden eine einzige einheitliche Masse von Protoplasma, die nicht wieder in die einzelnen Amöben, aus denen sie gebildet wurde, zerlegt werden kann. Solch ein echtes Plasmodium ist das hauptsächlichste Ernährungsstadium und dauert eine ganze Reihe von Tagen, während welcher es Nahrung aufspeichert. Es ist in fortgesetzter Bewegung, und zwar in einer zwiefach gearteten: einer vorschreitenden Fortbewegung des ganzen Plasmodiums und einer inneren Circulation des Protoplasmas, besonders in den Adern. Das Pseudoplasmodium von D. m. hat keine Vorwärtsbewegung des

Ganzen vermittelst Pseudopodien und auch keine rythmische Circulation seines Protoplasmas, und es findet wahrscheinlich in diesem Stadium keine Ernährung statt; es scheint lediglich ein nothwendiger Vorläufer der Sporenbildung. Seine ganze Existenz, von der ersten Vereinigung der Amöben an bis zu der Sporenbildung, dauert nur wenige Stunden. Das Gesagte zeigt, dass das Plasmodium von D. m. sowohl morphologisch als physiologisch von dem anderer Myxomyceten wesentlich verschieden ist. Die Sporenmasse an der Spitze des Stengels — das Sporangium — hat weder ein Kapillitium noch eine Wand.

Es soll nun der Einfluss der hauptsächlichen äusseren Umstände auf das Wachsthum von D. m. in folgender Reihenfolge erörtert werden:

I. Einfluss der Zusammensetzung des Nährmediums.
II. Einfluss von Feuchtigkeit und Sauerstoff.
III. Einfluss anderer äusserer Umstände, nämlich der Temperatur, des Lichtes und der Reaction des Ernährungsmediums.
IV. Recapitulation und allgemeine Betrachtungen.

I. Einfluss der Zusammensetzung des Nährmediums.

Ueber die Ernährung der Myxomyceten gibt es sehr wenig Litteratur. Der Grund für ihre Vernachlässigung nach dieser Seite hin liegt in der Schwierigkeit, eine Reincultur zu erhalten. In Anbetracht der endosmotischen Ernährung des D. m., seines schnellen Wachsthums und seines hervorstehenden Sporangiums, das am Ende eines Stengels sitzt und so von dem Substrat frei ist, könnte man, wenn es für einen Myxomyceten möglich wäre, ohne Bacterien zu leben, erwarten, eine bacterienfreie Cultur von ihm zu bekommen.

Zunächst wurden Experimente gemacht, um über die beste Züchtung von D. m. Gewissheit zu erlangen. In der Natur erscheint D. m. auf Pferde- oder Kaninchenmist und es zeigte sich, dass es auf sterilisirtem Pferdemist künstlich zum Wachsen gebracht werden kann, ebenso in Extracten davon in hängenden Tropfen, in Schalen und auf nahrungshaltigem, aus Mist hergestelltem Agar oder Gelatinen.[1]) Ob in hängenden Tropfen, in Flüssigkeiten in Schalen oder auf festen Medien gezüchtet — eine normale Frucht wird nur in der Luft hervorgebracht und man sieht die Fruchtentwickelungen sofort über die Oberfläche des Mediums hervorragen. Weitere Ver-

1) Bei einer Züchtung in Flüssigkeiten muss man darauf achten, dass die Flüssigkeit nicht zu tief ist — nicht über 10 mm.

suche ergaben jedoch, dass es besser auf einem aus dem Stengel von *Vicia Faba* gemachten Agar wuchs und noch besser auf Medien — Extract, Gelatine, oder Agar — aus Maiskörnern. Zuerst wurde die gewöhnliche Methode angewendet, die flüssig gemachten Agar oder Gelatinen in Reagenzgläsern geimpft und dann in Petri-Schalen ausgegossen. Das so gesäte D. m. wuchs nicht zur Zufriedenheit, die Zahl der pro Platte hervorgebrachten Sporangien schwankte äusserst stark und stand in keinem Verhältniss zu den gesäten Sporen. Eine sorgfältigere Beobachtung ergab, dass normale Sporangien nur erzeugt wurden von Sporen, die sich auf oder dicht unter der Oberfläche befanden und dass Sporen, die tiefer in dem festen Substrat lagen, entweder nicht keimten oder dass die Amöben nicht zur Fruchtbildung an die Oberfläche gelangen konnten. Mit Rücksicht darauf wurden Sporangien in sterilisirtes Wasser geschüttelt. Das Wasser wurde dann verdünnt und über das erstarrte Ernährungsmedium ausgegossen. Diese Methode zeigte sich sehr geeignet, da auf guten Medien die Platte sich mit Sporangien buchstäblich besät. Bei allen festen Medien — sowohl Gelatine wie Agar — wurden in Zukunft die Sporen auf die feste Oberfläche gesät.

Die ersten Versuche, D. m. von Bacterien zu isoliren, wurden auf Maisagar gemacht. Durch die Wahl von Sporangien, die die wenigsten Bacterienkolonien in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft hatten und durch ihre Benutzung zur Herstellung der nächsten Agarcultur wurde ein Material gewonnen, das anscheinend bacterienfrei war; wenigstens ergab eine mikroskopische Untersuchung keine Bacterien und man sah auch keine makroskopischen Bacterienprodukte. Zum Zwecke einer weiteren Prüfung der Reinheit einer dieser anscheinend bacterienfreien Culturen wurde sie auf einen reichen Peptonagar gesät; überraschenderweise bedeckte sich die neue Platte in kurzer Zeit mit Bacterienkolonien, ohne dass sich ein D. m. zeigte.[1]) Die Culturen von D. m. auf Maisagar waren somit scheinbar bacterienfrei gewesen, weil die Bacterien nicht hinreichend entwickelt gewesen waren, um die Kolonien auf der feuchten Oberfläche des Agar makroskopisch sichtbar zu machen. Da sich Agar als nicht zum Ziele führend zeigte, wurden die Versuche zur Isolirung von D. m. zunächst auf Maisgelatine angestellt. Hier traten die Bacterien sehr stark hervor und es war leicht zu sehen, dass D. m. nirgends er-

1) Später erwies es sich, dass das Fehlen von D. m. an der Produktion schädlicher Substanzen durch die Bacterien lag.

schien, ausser thatsächlich in ihren Kolonien. Fortgesetzte Bemühungen, von den Bacterien loszukommen, erwiesen sich als nutzlos und ich entschied mich endlich dafür, danach zu streben, D. m. mit einer einzelnen Bacteriumspecies zu isoliren. Dies gelang schliesslich, und das Bacterium, das eine bislang unbeschriebene Species zu sein scheint, wird für jetzt *Bacterium fimbriatum* (Bact. fimbr.) genannt werden.

Bei den oben beschriebenen Culturen auf Maisgelatine blieben einige Platten unfruchtbar — brachten weder Bacterien noch D. m. hervor. Das regte den Gedanken an, dass solche Platten eine günstige Gelegenheit böten, um zu prüfen, ob Bact. fimbr. thatsächlich zur Entwickelung von D. m. nöthig wäre, oder ob die scheinbare Abhängigkeit des D. m. von diesem Bacterium auf Rechnung des Unvermögens, von diesem letzteren loszukommen, zu setzen wäre. Eine Reincultur von Bact. fimbr. ohne D. wurde hergestellt und jene Platten, die unfruchtbar geblieben waren, wurden nun mit diesem Bacterium geimpft, indem dieses in Wasser geschüttelt und dann auf die Gelatine gegossen wurde. Dieser Versuch wurde mit acht Platten ausgeführt und, obgleich Bact. fimbr. auf allen wuchs, erschien D. nur auf drei. Zur Vergewisserung, dass keine D.-Sporen zugleich mit Bact. fimbr. gesät waren, wurden Controlplatten benutzt und weiterhin wurde der Verunreinigung der Culturen durch D. m. aus der Luft dadurch vorgebeugt, dass die Impfungen in einem vorher sterilisirten Kasten vorgenommen wurden. Dieser Versuch ergab, dass auf Maisgelatine das Vorhandensein von Bacterien für das Wachsthum von D. m. nötig ist; denn es war nicht zur Fruchtentwickelung fähig, bevor Bacterien zugesetzt wurden. Dass Bacterien sogar für das Keimen der Sporen von D. m. nöthig seien, lässt sich aus diesem Versuch nicht ersehen, denn selbst unter den günstigsten Umständen (d. h. mit Bacterien) keimt ein grosser Procentsatz von Sporen nicht unmittelbar und die obigen Exemplare von D. m. sind vielleicht aus solchen ungekeimten Sporen hervorgegangen, die erst durch einen Zusatz von Wasser zum Keimen gebracht wurden.[1]) Hätten einige der Sporen vor der Hinzufügung von Bact. fimbr. gekeimt, so hätten die Amöben untergehen müssen, denn Sporangienbildung ohne Bacterien ist ausgeschlossen und Cystenbildung fehlt bei D. m. (s. u.). Von den acht Platten, die für dieses Experiment benutzt

1) Aus einem Nadson'schen (4) Experiment, das später angegeben werden wird, folgt, dass Bacterien zum Keimen der D.-Sporen nicht nöthig sind.

und unfruchtbar geblieben waren, hatten drei offenbar D.-Sporen enthalten, aber keine Bacterien und die anderen fünf hatten zwar keine Bacterien, aber auch keine D.-Sporen.

Nachdem gezeigt ist, dass auf Maisgelatine Bacterien für das Wachsthum von D. m. nothwendig sind, erhebt sich eine ganze Reihe von weiteren Fragen, z. B.: Worin besteht die Thätigkeit des Bacteriums? Ist es auf allen Medien nöthig? u. s. w. Die wechselseitigen Beziehungen von Bact. fimbr. und D. m., die alle solche Fragen einschliessen, werden später erörtert werden.

Zur Reaction bevorzugt D. m. ein schwach alkalisches Medium; es kann aber auch auf Medien wachsen, deren Reaction von schwachem Säuregehalt bis zu ausgesprochen alkalischer Beschaffenheit variirt. Alle Medien wurden neutralisirt, bevor sie geimpft und einer Temperatur von 16—24° C. ausgesetzt. Da zwischen den Sporen von D. m. Bacterien auftreten, wird es verständlich sein, dass, wo immer D. m. gesät wurde, notwendig zugleich Bacterien und zwar in diesem Falle Bact. fimbr. mitgesät wurden.

Den Rest dieses Theiles will ich nun wieder in zwei Abschnitte zerlegen: Der 1. Abschnitt beschäftigt sich mit der chemischen Composition des Ernährungsmediums. Der 2. Abschnitt behandelt die Beziehungen zwischen Bact. fimbr. und D. m.

1. Abschnitt.

Der zunächst untersuchte Punkt betraf die für das Keimen nothwendigen Bedingungen. Die Versuche zeigten, dass Phosphate, organische Verbindungen und Sauerstoff in Verbindung mit Wasser für das Keimen von D.-Sporen erforderlich sind. Destillirtes Wasser wurde als lösendes Mittel verwendet, da in ihm keinerlei Keimen stattfand, wohingegen in Leitungswasser etwa 10 % Sporen keimten. Kein Keimen fand statt in Rohrzucker (rein, krystallisirt) und auch nicht in Knop'scher Lösung, aber eine Lösung, die beides enthielt, genügte völlig für diesen Zweck. Die verschiedenen Salze, aus denen sich die Knop'sche Lösung zusammensetzt, nämlich $Ca(NO_3)_2$, K_3PO_4, $MgSO_4$ und KNO_3, wurden dann der Reihe nach zu Rohrzucker zugesetzt und das Ergebniss war, dass kein Keimen stattfand in Rohrzucker mit KNO_3, $Ca(NO_3)_2$ oder $MgSO_4$, dass aber in Rohrzucker + K_3PO_4 das Keimen so gut vor sich ging wie in der Mischung von Rohrzucker und Knop's Lösung. Weitere Versuche erwiesen, dass K_3PO_4 mit gleich gutem Erfolge durch andere lösliche Phosphate ersetzt werden konnte, woraus sich ergibt, dass Phosphat

der für die Keimung wesentliche Bestandtheil von **Knop's Mischung** ist. Eine Gelegenheit, dies Ergebniss zu bestätigen, lieferten Versuche auf mit HCl ausgelaugtem Agar (siehe später).

Die Nothwendigkeit von organischen Verbindungen für das Keimen ist dadurch erwiesen, dass in K_3PO_4 und sogar in Knop's Lösung kein Keimen stattfindet; wenn man aber ein wenig von irgend einer organischen Masse hinzufügt, wie Kohlehydrate, Asparagin, Leucin u. s. w. — seien sie stickstoffhaltig oder nicht —, so keimen die Sporen gut. Die benöthigte Quantität organischer Materie ist sehr klein; die in Leitungswasser vorhandene Menge genügt, wie das gute Keimen in Leitungswasser + K_3PO_4 zeigt. Welcher Art diese Substanzen sind, liess sich bei ihrer geringen Menge nicht ermitteln. Dieser Punkt ist auch von geringer Bedeutung, da mit D. m. stets Bacterien vereinigt auftreten und daher die Frage ungelöst bleiben muss, ob die besagten organischen Substanzen direct auf D. m. fördernd einwirken oder ob sie die Zunahme der Bacterien und ihrer für D. m. nützlichen Stoffwechselprodukte beeinflussen. Die Nothwendigkeit von freiem Sauerstoff wird an im nächsten Abschnitt beschriebenen Versuchen gezeigt werden.

Jetzt galt der nächste Schritt der Ermittelung der für die Fruchtproduktion erforderlichen chemischen Elemente. Von den folgenden sechs anorganischen Elementen: N, K, P, Mg, S und Ca wurden Lösungen, die je fünf von ihnen enthielten, zubereitet, so dass eine Lösung alle ausser N, eine andere alle ausser K u. s. w. enthielt. Zu jeder dieser, fünf anorganische Elemente enthaltenden, Lösungen wurde Rohrzucker zugesetzt. In der nicht P-haltigen Lösung keimten die Sporen nicht und bestätigten so die früheren Versuche betreffs des Keimens. In der Lösung ohne N keimten zwar die Sporen, Fruchtbildung blieb aber meist aus, da die Amöben nach und nach eingingen. K, Ca, S oder Mg konnten ohne sichtbaren Nachtheil für D. m. fortgelassen werden. Selbst wenn es ohne eines dieser vier Elemente gezüchtet wurde, gedieh es durch drei auf einander folgende Generationen ganz gut und die Frage nach ihrer Nothwendigkeit musste unentschieden bleiben, weil, wenn sie nothwendig sind, die in den Sporen enthaltenen und die bei anderen Salzen als Verunreinigungen begegnenden Spuren völlig zu genügen scheinen.

Sodann wurde bestimmt, welche C- und N-Quellen bei D. m. und Bact. fimbr. verwendbar seien. Für Organismen, die in Flüssigkeiten gut wachsen, ist die Frage durch Culturen in flüssigen Medien am leichtesten zu beantworten. Die präparirten

Lösungen wurden neutralisirt und dann etwa 50 ccm von einer jeden in eine Erlenmeyer'sche Flasche, die mit Bact. fimbr. allein geimpft war und in eine Dose gegossen. Die Flüssigkeit, etwa 20 ccm, stand in den Dosen ungefähr 10 mm hoch und diese wurden mit D. m. und Bact. fimbr. zusammen geimpft. Die beiden parallelen Reihen von Züchtungen — von a) Bact. fimbr. allein und b) Bact. fimbr. mit D. m. — wurden unternommen, um die Wirkung der Eigenschaften des Ernährungsmediums auf D. m. zu bestimmen. Denn da D. m. nicht allein gezüchtet, die Frage also nicht direct beantwortet werden konnte, so verschaffte sich der Gedanke Geltung, ob nicht eine Vergleichung der Ergebnisse der beiden Reihen zu der gewünschten Erkenntniss führen könnte. Das Wachsthum von Bact. fimbr. in der Erlenmeyer'schen Flasche wurde nach etwa 14 Tagen abgeschätzt und die endliche Reaction der Lösung geprüft. Die Entwickelung von D. m. war in allen Fällen nach Ablauf von acht, höchstens zehn Tagen beendet.

Wenn D. m., wie oben beschrieben, auf Maisextrakt in Dosen gesät wird, trägt es in der Zeit von 4—5 Tagen Frucht; wenn aber einige der Amöben am zweiten oder dritten Tage entfernt und in frischen Maisextrakt übertragen werden, vermehren sie sich in diesem und wenn dieser Process alle zwei oder drei Tage wiederholt wird, fahren die Amöben in der vegetativen Vermehrung fort und bilden keine Plasmodien. Dieser Versuch kann als die Grundlage für die Schätzung des relativen Nährwerthes verschiedener Medien gelten, denn wir sehen daraus, dass eine Plasmodiumbildung erst stattfindet, wenn der Nahrungsvorrath zur Neige geht, und dass die Amöben, wenn die Umstände günstig sind, im Wachsthum und in der Theilung fortfahren, bis solcher Mangel fühlbar wird. Daraus erhellt, dass, wenn die Bedingungen für das Wachsthum erfüllt sind, die Anzahl und Grösse der Plasmodien und sodann die Anzahl und Grösse der Sporangien ein gutes Kriterium für den Nährwerth irgend eines Mediums abgeben. Bei der Berechnung des Wachsthums von D. m. wurde sowohl die Anzahl der Sporangien pro Flächeneinheit, als auch ihre relative Grösse in Betracht gezogen. Keiner von diesen beiden Factoren ermöglicht allein ein zuverlässiges Urtheil über die Qualität des Ernährungsmediums, da in P-haltigem Leitungswasser die Oberfläche gelegentlich mit kleinen Sporangien buchstäblich besät ist und da (s. u.) die relative Luftfeuchtigkeit der wichtigste Factor für die Bestimmung der Länge des Stengels ist. Kurz, die Berechnung des D.-Wachsthums konnte nicht ganz genau ausgeführt werden. Für

beide Organismen wurde die Stärke des Wachsthums in 4, durch Nummern unterschiedene Klassen geordnet: 0 = kein, I = schwaches, II = mittelmässiges, III = starkes Wachsthum. Die bei D. m. erreichte Maximalentwickelung betrug, sowohl in Flüssigkeiten wie auf festen Medien, 30 grosse Fructificationen auf einem Felde von 4 mm Durchmesser.

Die Geschwindigkeit des Wachsthums und der Fruchtbildung und die reichliche Grösse der Sporangien, die sich mit blossem Auge erkennen lassen, machen D. m. sehr geeignet für solche Versuche. Ein grosses Hinderniss jedoch liegt in den geringen Anforderungen, die die Fructification an die Ernährung stellt. Es ist von Van Tieghem für *Absidia* (6) und von Klebs für *Mucor racemosus* (7) constatirt, dass das von den zur Impfung benutzten Sporen getragene Ernährungsmaterial für eine schwache Fructification genügt; dasselbe gilt für D. m. Als Beleg dafür, eine wie geringe Nahrungsmenge D. m. erfordert, mag angeführt werden, dass, wenn nicht zu wenig Sporen gesät werden, eine kleine Menge von Zwerg-Sporangien in P-haltigem Leitungswasser producirt wird und ebenso auf reinem Agar.[1]) Diese Stärke des Wachsthums in den oben erwähnten und ähnlichen Fällen ist in den folgenden Tabellen mit 0—I bezeichnet. Ein mit 0 bezeichnetes D.-Wachsthum bedeutet, dass überhaupt keine Sporangien gebildet wurden, und in solchen Fällen müssen die ursprünglichen Nahrungsmaterialien oder ihre durch das Bacteriumwachsthum hervorgebrachten Produkte eine schädliche Wirkung auf D. m. gehabt und sein Wachsthum völlig verhindert haben. Alle Experimente wurden durch die ganze Untersuchung hin wenigstens zwei Mal gemacht. Zur Bestimmung des N-Nährwerthes der in Tabelle I angegebenen Substanzen wurden diese der Reihe nach einer Mischung von anorganischen Salzen (K_3PO_4 0,05 % + $MgSO_4$ 0,05 %)

---

1) In Medien, die keine Nahrung enthalten, hängt die Fruchtproduktion von der Zahl der gesäten Sporen ab. Wenn sehr wenig Sporen gesät sind, trägt D. m. keine Frucht; wenn viel gesät sind, bringt es Frucht und in diesem Falle begegnen die Amöben einem Nahrungsmangel fast unmittelbar nach dem Keimen und bilden daher sofort Plasmodien und tragen Frucht. Wenn keine Vermehrung der Amöben stattgefunden hat, ist die producirte Zahl von Sporen um die Zahl der bei der Stengelbildung verbrauchten kleiner als die der ursprünglich gesäten. Aus einem solchen Versuch ziehen wir den wichtigen Schluss, dass die Amöben zum Fruchttragen nicht eine ganze Reihe von Theilungen durchzumachen brauchen, sondern direct zur Sporenbildung übergehen können, d. h. dass vegetative Vermehrung kein nothwendiger Vorläufer der Sporenbildung ist.

und 0,2 % Rohrzucker zugesetzt. Rohrzucker (rein, krystallisirt) wurde durchgehend als C-Quelle benutzt, da einleitende Versuche ihn als für diesen Zweck geeignet erwiesen.

Tabelle I. — Stickstoffverbindungen.

		Wachsthum des D. m.	Wachsthum d. Bact. fimbr.	Endliche Reaction
Kalium nitricum	0,1 %	II	II	sauer
Ammonium sulphuricum	0,1 %	I—II	I—II	„
Asparagin	0,1 %	0	III	alkalisch
Leucin	0,1 %	III	III	sauer
Glycocoll	0,1 %	0	0	
Pepton	0,05 %	0—I	III	sauer
Pepton	0,1 %	0	III	„
Fibrin	gesättigt	0—I	0—I	neutral
Syntonin	„	I	I	„
Legumin	„	II—III	II—III	schwach sauer
Casein	„	II—III	II—III	„ „
Nuclein	„	II—III	II—III	„ „
Harnsäure	„	II—III	II—III	„ „
Hippursaures Natron	0,1 %	I	I—II	alkalisch
Harnstoff	0,1 %	0	0	
Urethan	0,1 %	0—I	I—II	neutral
Acetamid	0,1 %	0—I	I	alkalisch
Kreatin	0,1 %	0	I	neutral

Obgleich weder Nitrat noch Ammoniak besonders gute N-Quellen waren, erwies sich doch NH_4NO_3 als ausgezeichnet[1]), sowohl für Bact. fimbr. als auch für D. m. und wurde deswegen bei den folgenden Versuchen (Tabelle II) über den relativen C-Nährwerth von verschiedenen Verbindungen durchgehend als N-Quelle benutzt. 0,1 % $AmNO_3$ wurden mit K_3PO_4 und $MgSO_4$ zusammengenommen.

1) Die Thatsache, dass NH_4NO_3 für Bact. fimbr. und andere niedere Organismen eine bessere N-Quelle als Nitrat oder Ammoniak ist, erklärt sich offenbar daraus, dass es N in zwei verschiedenen Formen enthält und ist im Gebiet der Agriculturchemie nicht ohne Parallelen. So hat man gefunden, dass die höheren Pflanzen kräftiger wachsen, wenn sie mit künstlichem N in mehreren verschiedenen Zusammensetzungen gedüngt werden, als wenn sie ihn nur in einer einzigen Form erhalten. Und Vieh gedeiht anerkanntermassen besser, wenn es mit einer wohlüberlegten Mischung von verschiedenen Nahrungsmitteln gefüttert wird, d. h. wenn die Eiweissstoffe, die Kohlehydrate und die Oele in verschiedenen Formen angeboten werden, als wenn sie nur ein einziges Futter bekommen.

Tabelle II. — Kohlenstoffverbindungen.

		Wachsthum des D. m.	Wachsthum d. Bact. fimbr.	Endliche Reaction
Traubenzucker	0,2 %	II—III	III	sauer
Levulose	0,2 %	II—III	III	"
Galactose	0,2 %	II—III	III	"
Maltose	0,2 %	III	III	"
Rohrzucker	0,2 %	II—III	III	"
Dextrin	0,2 %	II	I	neutral
Inulin	0,2 %	I—II	0—I	"
Amylum (löslich)	0,2 %	0—I	0—I	"
Glycerin	1 %	II	III	sauer
Citronsäure (citronsaures Kalium)	0,2 %	0	II	stark alkalisch
Weinsäure (weinsaures Kalium)	0,2 %	0	0	
Apfelsäure (Calcium bimalicum)	0,2 %	0	II	stark alkalisch
Isodulcit	0,2 %	I—II	I	neutral
Erythrit	0,2 %	0—I	I	"
Arabinose	0,2 %	0—I	I	"
Sorbin	0,2 %	0—I	I	"
Mannit	0,2 %	I	I	"
Humussäure (humussaur. Natron)	0,2 %	0—I	0—I	"
Ulmussäure (ulmussaur. Natron)	0,2 %	0—I	0—I	"
Natrium stearicum	0,1 %	0—I	0—I	"
Olivenöl		0—I	0—I	"

In der Absicht, zu prüfen, ob die organischen Substanzen von Tabelle I, die sich als gute N-Quelle erwiesen hatten, auch gute C-Quellen wären, wurden ihnen K_3PO_4 und $MgSO_4$ zugesetzt. In den weniger löslichen Eiweisssubstanzen, nämlich Fibrin, Syntonin, Legumin, Casein und Nuclein war das Wachsthum von D. m. sowohl wie von Bact. fimbr. sehr schwach (0—I), so dass sie für beide Organismen keine C-Quellen waren. Ebenso war der C von Harnsäure und Asparagin bei beiden nicht verwendbar. Dagegen war das Wachsthum von Bact. fimbr. in Pepton allein ausgezeichnet (III). Leucin erwies sich als eine ausgezeichnete C- wie N-Quelle für beide Organismen. Die Versuche der Tabelle II wurden an Stelle von NH_4NO_3 mit Legumin, dessen C nicht verwendbar ist, wiederholt und das Endergebniss bestätigte die bereits erhaltenen Resultate (vgl. Tabelle II).

Bei der Erörterung der Resultate der in den beiden vorstehenden Tabellen angegebenen Versuche wird sich eine Vermengung der beiden Organismen am besten vermeiden lassen, wenn der Gegenstand in folgende Hauptpunkte eingetheilt wird:

a) Ernährung von Bact. fimbr.;
b) Ernährung von D. m.;
c) Einfluss des Wachsthums von Bact. fimbr. auf die Reaction des Mediums.

a) Ernährung von Bact. fimbr.

Der relative Nährwerth der verschiedenen geprüften Substanzen mag in folgender Weise kurz dargelegt werden:

erstklassige Quellen für C sowohl wie für N waren: Pepton und Leucin;

erstklassige Quellen für N allein waren: Legumin, Casein, NH_4NO_3, Nuclein, Asparagin und Harnsäure;

erstklassige Quellen für C allein waren: Traubenzucker, Levulose, Galactose, Maltose, Glycerin und Rohrzucker;

zweitklassige Quellen für N allein waren Ammoniak, Nitrat, Hippursäure und Urethan;

zweitklassige Quellen für C allein waren: citronsaures Salz und apfelsaures Salz.

Die anderen geprüften Substanzen hatten wenig Nährwerth.

Von den Amidosubstanzen ergab sich: Leucin als Quelle für C sowohl als für N; Asparagin allein für N und Glycocoll für keines von beiden. Gründe hierfür lassen sich nicht angeben; doch mag der Werth von Leucin als C-Quelle in einer gewissen Verbindung stehen mit seinem reichlichen C-Gehalt: er ist das C-haltigste der gewöhnlichen Amide und Amidosäuren. Kein Grund lässt sich auch dafür angeben, weshalb die beiden höheren Substanzen gute N-Quellen sind, während der von Glycocoll unbrauchbar ist.

Die Lösungen der Eiweisssubstanzen: Fibrin, Syntonin, Legumin, Casein und Nuclein enthielten andauernd einen Ueberschuss der festen Masse. Diese Körper gelten für chemisch unlöslich. Die nöthige Auflösung — damit D. m. sich von ihnen ernähren kann — könnte durch Hydrolyse während der Sterilisation zu stande gebracht werden (Klebs 5, Theil II), durch Fermente, oder durch Bildung löslicher Salze mit den vorhandenen Basen, z. B. mit Kalium, das Kalium albuminatum bildet. Für Bact. fimbr. sind Fibrin und Syntonin weit werthlosere N-Quellen als die anderen drei Substanzen.

Eine erstklassige Quelle für C allein ist, ausser den üblichen Mono- und Disacchariden, nur Glycerin, das sich auch als ein ausgezeichneter Nährstoff für viele andere Bacterien, besonders Anaërobionten, erwiesen hat. Unbrauchbar waren die stärkeren Fettsäuren,

z. B. Stearinsäure, und obgleich Glycerin allein leicht verwendbar ist, sind für Bact. fimbr. Oele, z. B. Olivenöl, nicht benutzbar. Die Polysacchariden hatten im Gegensatz zu den beiden anderen Gruppen von Kohlehydraten sehr geringen Werth. Ein weiteres Ergebniss ist, dass, obgleich Legumin, Casein und Nuclein erstklassige N-Quellen sind, ihr C unverwendbar ist. In dieser Hinsicht gleichen sowohl Bact. fimbr. wie D. m. den *Mucoraceen,* die ihren C lieber von Kohlehydraten nehmen, und stehen im Gegensatz zu den *Saprolegniaceen* (Klebs 5, Theil II), die den C von Proteiden dem von Kohlehydraten vorziehen.

b) Ernährung von D. m.

Wenn man die Stärke des Wachsthums dieser beiden Organismen vergleicht, ist man erstaunt, dass mit ganz wenigen Ausnahmen das Wachsthum von D. m. dem des Bakteriums direct proportional ist. Daher gelten die oben über die Ernährung von Bact. fimbr. gemachten Bemerkungen im Allgemeinen eben so gut für die von D. m., wenn es in Verbindung mit jenem Bacterium wächst. In einigen wenigen Fällen zeigte sich, dass, obgleich Bact. fimbr. wuchs, D. m. nicht wuchs. Dagegen wurde kein Medium gefunden, in dem D. m. wuchs, Bact. fimbr. aber nicht.

c) Einfluss des Wachsthums von Bact. fimbr. auf die Reaction des Mediums.

Besondere Aufmerksamkeit wurde der aus dem Wachsthum des Bacteriums resultirenden Reaction gewidmet, da Nadson (4) der kürzlich D. m. mit *Bacillus fluorescens liquaefaciens* (Bac. fluor. liq.) isolirt hat, der Ansicht ist, dass dieses Bacterium die Reaction alkalisch macht und dadurch das Wachsthum von D. m. begünstigt. Da D. m. ein schwach alkalisches Medium bevorzugt, und Bact. fimbr. aus den meisten N-haltigen organischen Substanzen Alkalescenz zu stande bringt, ist es ganz richtig, dass auf gewissen Medien Bact. fimbr., indem es die Optimalreaktion hervorbringt, aus eben diesem Grunde das Wachsthum von D. m. begünstigt. Wäre aber dies der einzige aus Bact. fimbr. entspringende Vortheil, so könnte man erwarten, dass sich auf solchen schwach alkalisch gemachten Nährböden D. m. allein züchten liesse. Obgleich entsprechende Versuche mit verschiedenen Nährstoffen angestellt wurden, erschien jedoch D. m. nie allein, und es ist zweifellos, dass auf jeden Fall Bact. fimbr., wenn nicht Bac. fluor. liq., in einer weit engeren Verbindung mit D. m. steht, als dass es nur die verlangte Reaction hervorruft. Ferner ist es für die Entwickelung von D. m. keineswegs unbedingt nöthig, dass das Medium schwach alkalisch ist;

denn es wächst gut in Medien, deren Reaction von schwachem Säuregehalt bis zu ausgesprochener Alkalescenz variirt. Wie man aus Tabelle I und II ersehen kann, entwickelt sich D. m. ausnahmsweise gut in Medien, in denen Bact. fimbr. sehr verschiedene Reactionen hervorgebracht hat.

Obgleich einige Bacterien als Säure- und andere als Alkalescenzbildner bekannt sind, so weiss man doch von Bacterien wie von Pilzen, dass die in irgend einem Medium hervorgebrachte Reaction in grossem Maasse von dessen chemischer Zusammensetzung abhängt und dass derselbe Organismus in verschiedenen Medien verschiedene Reactionen hervorbringt, wobei die allgemeine Regel gilt, dass Säuregehalt aus den Kohlehydraten und Alkalescenz aus den N-haltigen Substanzen hervorgebracht wird. Es wird sich zeigen, dass Bact. fimbr. von dieser Regel keine Ausnahme macht. Bei den Versuchen der Tabelle II, wo verschiedene C-Verbindungen der Reihe nach mit NH_4NO_3 gemischt wurden, wurde Säure aus den Mono- und Di-sacchariden und Glycerin hervorgebracht, ausgesprochene Alkalescenz jedoch aus citron- und apfelsauren Salzen. Die Produktion alkalischer reagirender Stoffe aus den organischen Säuren ist, glaube ich, früher nicht beobachtet worden. Bact. fimbr. benutzt den organischen Theil dieser Salze als C-Quelle, und dadurch ermöglicht es wohl die Alkalescenz der Base in den Vordergrund treten zu lassen. Eine genauere Erklärung für die Produktion alkalischer reagirender Stoffe aus den organischen Säuren lässt sich nicht angeben.[1])

In Pepton allein verursachte das Wachsthum von Bact. fimbr. eine alkalische Reaction, aber in 0,1 % Pepton + 0,2 % Rohrzucker war Säuregehalt das Ergebniss. Die aus einem Wachsthum in einer Mischung dieser beiden Substanzen resultirende Reaction würde zweifellos von dem Verhältniss der Mischung abhängen. Bei den hier angewendeten Mengen ist der aus Rohrzucker hervorgebrachte Säuregehalt stärker gewesen als die aus dem Pepton resultirende Alkalescenz. Andererseits bewirkte ein Wachsthum in einer Mischung von 0,1 % Asparagin + 0,2 % Rohrzucker, d. h. einer in den gleichen Verhältnissen hergestellten Mischung, wie die aus Pepton und Rohrzucker war, ausgesprochene Alkalescenz. Ein Wachsthum in Leucin + Rohrzucker, ja sogar in Leucin allein, brachte Säuregehalt hervor.

---

1) Man fragt sich, ob die bei einer Erforschung der für Pilze und Bacterien brauchbaren C- und N-haltigen Radicalen gewonnene Belehrung nicht dazu verwendet werden könnte, die Formen zu bestimmen, in denen C und N in complicirten organischen Substanzen existiren, z. B. in Albuminoiden, deren genaue chemische Zusammensetzung unbekannt ist.

Wir sehen also, dass D. m. ausgezeichnet mit Bact. fimbr. wachsen kann, sogar wenn durch die Wirkung des mitwachsenden Bacteriums die Reaction einer ursprünglich neutralen Lösung sauer geworden ist.

Es ist früher gezeigt, dass auf Maismedien Bact. fimbr. für das Wachsthum von D. m. nöthig ist; nun erhebt sich die Frage, ob das Bacterium auf allen Medien nöthig ist. In der Absicht, diesen Punkt zu prüfen und die aus den flüssigen Culturen über den relativen Nährwerth verschiedener N-Quellen erhaltenen Resultate zu bestätigen, wurde eine Reihe von Agar mit 1 % Traubenzucker, 0,2 % anorganischen Salzen (K_3PO_4 und $MgSO_4$) und $\frac{1}{2}$ % von jeder der N-haltigen Substanzen von Tabelle I der Reihe nach vorbereitet. Da auf reinem Agar (in destillirtem Wasser aufgelöst) eine geringe Sporangienmenge hervorgebracht wird, wurde ein Versuch gemacht, den Agar mit Säure (HCl) und Alkali (NaOH) zu extrahiren, um so die zur Nahrung für D. m. dienenden Substanzen völlig zu entfernen. Als D. m. auf diesem ausgelaugten Agar gesät wurde, keimten die Sporen nicht; nachdem aber K_3PO_4 zugesetzt war, trat nicht nur ein Keimen ein, sondern es wurden sogar Sporangien produzirt. Später wurde die Extraction, da kein materieller Vortheil aus ihr entsprang, nicht weiter angewendet. Die Medien wurden vor dem Gebrauch alle neutralisirt. Das Bacterium und D. m. wurden auf die erstarrte Agar gesät, entweder in der oben beschriebenen Art, oder indem man mit sterilisirter Nadel ein Sporangium auf den Agar streifte, und von hier auf benachbarten Theilen säte. Um D. m. eine Gelegenheit zu geben, allein zu wachsen, wurden die Sporen sehr dünn gesät.

Tabelle III.

	Wachsthum des D. m.	Wachsthum d. Bact. fimbr.
Kalium nitricum	III	II
Ammonium sulphuricum	II	I—II
Asparagin	0	III
Leucin	III	III
Glycocoll	0	0
Pepton (0,2 %)	III	III
Fibrin	I—II	I
Syntonin	I—II	I—II
Legumin	II—III	II—III
Casein	II—III	II—III
Nuclein	II—III	II—III
Harnsäure	III	II—III
Hippursaures Natron	I—II	I—II
Harnstoff	0	0
Urethan	I—II	I—II
Acetamid	0—I	I
Kreotin	I	I—II
Trimethlamin	II	II

Die Versuche bestätigen vor allen Dingen durchaus die mit flüssigem Nährmaterial angestellten. Bact. fimbr. wuchs überall mit fast genau derselben Intensität wie in den entsprechenden Flüssigkeiten; andererseits aber wuchs D. m., während es im Allgemeinen direct proportional dem Bacterium wuchs, auf der Oberfläche des Agar um einen oder zwei Grad besser als in dem entsprechenden flüssigen Medium. Jedenfalls wuchs D. m. in Colonien des Bacteriums und erschien nie allein. Zu den 17 stickstoffhaltigen Substanzen, die in Lösungen probirt waren (vgl. Tabelle I), wurde noch ein Amin (Trimethylamin) geprüft, und es erwies sich als mittelmässige N-Quelle (II) für Bact. fimbr., wie für D. m.

Die Erscheinung der Colonien von Bact. fimbr. blieb auf gleichem Medium stets dieselbe, variirte aber auf verschiedenen Medien ganz bedeutend, nicht nur in Grösse und Form, sondern auch in Trübigkeit und Farbe. Auf Trimethylamin- und $[NH_4]_2SO_4$-Agar waren die Colonien kreisförmig, flach und sehr dicht — wie undurchsichtige weisse Scheiben; auf Fibrin und Syntonin gross und völlig durchsichtig, sogar wenn sie beträchtlich dick waren; auf KNO_3 gross und halb undurchsichtig; auf Pepton unregelmässig gestaltet, mit einer starken Neigung sich auszudehnen und mit bräunlich gelber Färbung. Eine Untersuchung der durchsichtigen Colonien auf Fibrin und der sehr undurchsichtigen auf Trimethylamin ergab, dass die erstere vornehmlich aus Schleim mit verhältnissmässig wenig Bacterien bestand, während die letztere eine dichte Bacterienmasse mit ausserordentlich wenig Schleim war.

Wir sind jetzt in der Lage, zu verstehen, von welchen Bestandtheilen von Maismedien und Pferdemist Bact. fimbr. und D. m. sich nähren. In aus Mais hergestellten Ernährungsmedien konnten die Eiweisssubstanzen und wahrscheinlich auch Spuren von amidähnlichen Substanzen als N-Quelle gelten, und Substanzen von dextrinähnlicher Natur, durch Hydrolyse aus Stärke gebildet, konnten C liefern. Ferner wächst der Nährwerth dieses complicirten Mediums wohl, weil es sowohl C wie N in einer ganzen Reihe verschiedener Formen der Zusammensetzung darbietet. Der wässerige Maisextract enthält weder Di- noch Monosaccharide, und obgleich etwas lösliche Stärke vorhanden ist, zeigen die Versuche von Tabelle II, dass weder Bact. fimbr. noch D. m. im Stande ist, davon Gebrauch zu machen. In Pferdemist gewähren Spuren von Harn- und Hippur-N wahrscheinlich die nöthige Menge dieses Elementes; die C-Quelle bieten vielleicht Pentosen.

Die in Tabelle I, II und III angegebenen Züchtungsversuche zeigen, dass D. m. (mit Bact. fimbr.) auf künstlichen Medien von sicher bekannter chemischer Zusammensetzung gerade so gut gezüchtet werden kann, wie es in der Natur wächst; in der That entwickelt sich D. m., wenn es mit Bact. fimbr. gesät wird, in Lösungen oder Agar mit NH_4NO_3, Legumin, Casein, Nuclein oder Leucin als N-Quelle und einer der Glucosen oder Disacchariden (vorzüglich Maltose) als C-Quelle bedeutend intensiver als auf Pferdemist.

2. Abschnitt.

Wir wollen jetzt die Beziehungen der beiden Organismen eingehender erörtern. Zunächst: stehen sie im Verhältniss einer Symbiose? d. h. ist das Zusammenwirken der beiden verbundenen Organismen zu ihrem beiderseitigen Vortheil? Die Vereinigung ist offenbar zum Vortheil von D. m. Die Frage ist, ob Bact. fimbr. auch Nutzen aus dem Vorhandensein von D. m. zieht? d. h. kann das Bacterium auf irgend einem Medium, wo es allein nicht gedeihen kann, in Verbindung mit D. m. wachsen? oder wächst es in Verbindung mit D. m. besser als allein? Diesem Punkt wurde besondere Aufmerksamkeit gewidmet, da Nadson behauptet, er habe den deutlichen Beweis einer symbiotischen Beziehung zwischen D. m. und Bac. fluor. liq. erhalten. Beim Vergleich der beiden parallelen Fälle von a) dem Wachsthum von Bact. fimbr. allein und b) dem von D. m. in Verbindung mit Bact. fimbr. fand in mehreren Medien (z. B. 0,2 % Rohrzucker + 0,1 % Acetamid + anorganische Salze) ein sehr geringes Wachsthum des Bacteriums in den Erlenmeyer'schen Flaschen statt, die mit Bact. fimbr. allein geimpft waren; aber in Dosen, die sowohl mit Bact. fimbr. als mit D. m. geimpft waren, wurden Sporangien producirt und das Bacterium wuchs dort gut. Dies legt die Vermuthung nahe, dass das Wachsthum des Bacteriums aus dem von D. m. Vortheil gezogen hat, d. h. dass eine echte Symbiose existirt. Alle Versuche, dasselbe zu wiederholen, scheiterten jedoch und es liess sich keine Symbiose nachweisen. Das gute Wachsthum des Bacteriums in den Dosen war jedenfalls auf Bacterien, die als Verunreinigung hineingekommen waren, oder auf eine andere zufällige Ursache zurückzuführen. In den Erlenmeyer'schen mit Watte verschlossenen Flaschen liessen sich die Culturen natürlich leicht rein erhalten; die Dosen dagegen müssen, wenn sie zuverlässig sein sollen, einen übergreifenden, gut schliessenden, geschliffenen Deckel haben und in einer zugfreien Atmosphäre aufgestellt sein. Die grosse

Schwierigkeit, Dosen-Culturen rein zu erhalten, genügt völlig zur Erklärung der Fälle von anscheinender Symbiose. Abgesehen von diesen zufälligen Erscheinungen sah man weder in den Lösungen noch auf Agar Bact. fimbr. besser wachsen, wenn es mit D. m. verbunden war. Ferner fand sich kein Medium, auf dem Bact. fimbr. wuchs, wenn es mit D. m. zusammen gesät war, auf dem aber kein Wachsthum eintrat, wenn das Bacterium allein gesät war. Worin auch die Beziehung mit Bac. fluor. liq. bestehen mag, Bact. fimbr. zeigte nirgends, dass es aus D. m. irgendwie Nutzen zog, und es liess sich nicht beweisen, dass eine echte Symbiose zwischen ihnen bestand.

Es ist klar, dass D. m. allein all die aus dem Zusammenwirken der beiden verbundenen Organismen erwachsenden Vortheile geniesst. Worin diese Vortheile bestehen, wollen wir festzustellen versuchen. Zunächst muss ermittelt werden, ob D. m. von Stoffwechselprodukten des Bact. fimbr. sich ernährt. Um dies zu prüfen, wurde Bact. fimbr. in eine Lösung von NH_4NO_3, Traubenzucker und anorganischen Salzen gesät: eine Mischung, in der D. m. mit Bact. fimbr. ausgezeichnet wächst. Nach Ablauf eines Monats wurde die Lösung neutralisirt und, um die Bacterien zu entfernen, durch einen Kinijoun-Filter filtrirt. Wenn D. m. sich von diesem nährte, müsste es darin gedeihen. Thatsächlich wuchsen aber weder D. m. noch Bact. fimbr. darin, woraus sich ergibt, dass D. m. weder von den Stoffwechselprodukten des Bact. fimbr. noch von den ursprünglichen chemischen Substanzen des Mediums sich nährt. Zur Bestätigung dafür wurden folgende Versuche gemacht: Bact. fimbr. wurde gezüchtet in Lösungen von 0,2 % Rohrzucker, 0,1 % anorganischen Salzen (K_3PO_4 und $MgSO_4$) und je 0,1 % von einer der folgenden N-haltigen Substanzen: KNO_3, $(NH_4)_2SO_4$, NH_4NO_3, Legumin, Casein, Leucin und Harnsäure. Aus Tabelle II ergibt sich, dass sowohl Bact. fimbr. als D. m. in diesen Mischungen gut wachsen. Nachdem Bact. fimbr. einen Monat lang gewachsen war, wurden die Lösungen neutralisirt, sterilisirt, und dann wurde dasselbe Bacterium, diesmal zusammen mit D. m., hineingesät. Aber D. m. erschien entweder überhaupt nicht, oder war, wo es sich zeigte, nur sehr spärlich entwickelt, und das Bacterium wuchs, wie zu erwarten stand, überhaupt nicht (pag. 290).

Bact. fimbr. ist nöthig für die Entwickelung von D. m.; doch D. m. frisst weder das Bacterium, noch nährt es sich von seinem Produkte. Diese beiden Thatsachen scheinen sich zu widersprechen und so fragen wir: Worin kann dann die vortheilhafte Wirkung von Bact. fimbr. bestehen?

Bei den Culturen auf Nähragar, die N in verschiedenen Formen enthielten, und deren Ergebnisse in Tabelle III angegeben sind, zeigte es sich auf vielen Medien, besonders auf dem KNO_3-Agar, dass die Bacteriencolonien, in denen D. m. wuchs, völlig durchsichtig waren, dass aber die auf derselben Platte befindlichen, in welchen D. m. nicht vorhanden war, sehr undurchsichtig waren. Zuerst glaubte ich, diese beiden Classen von Colonien müssten verschiedenen Bacterienarten angehören; doch eine weitere Beobachtung zeigte, dass ursprünglich sehr undurchsichtige Colonien dadurch, dass D. m. in ihnen wuchs, völlig durchsichtig gemacht wurden (s. Fig. 2).

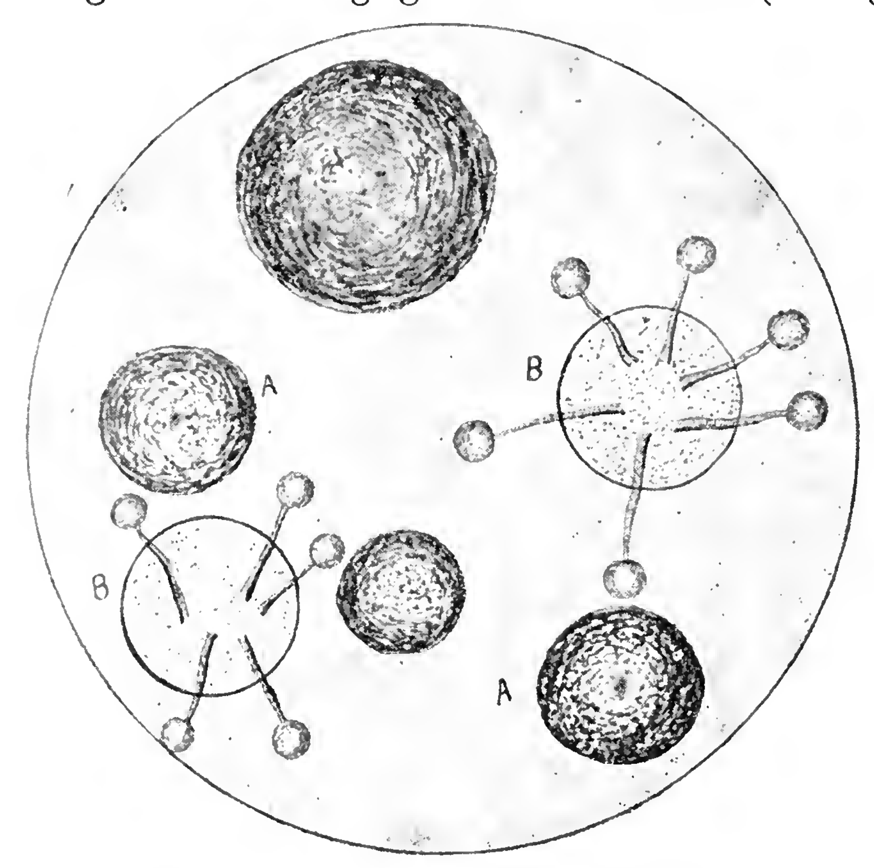


Fig. 2. KNO_3-Agarplatte mit Bact. fimbr.-Colonien. *A* Colonien ohne D. m. — *B* Klargewordene Colonien mit D. m.

Dies Klarwerden der Colonien unter der Einwirkung von D. m. war mehr oder weniger auf allen festen Medien bemerkbar, besonders aber auf denen, die salpetersaures Salz, Leucin $(NH_4)_2SO_4$ und Trimethylamin [vgl. Tabelle III]), enthielten. Auf diesen Medien wurden die Colonien vollkommen durchsichtig, während sie es auf anderen, z. B. Peptonagar, nur teilweise wurden. Darauf wurde ein Vergleich zwischen den beiden Arten von Colonien angestellt. Der Schleim liess sich schnell und gründlich mit Methylenblau färben. Von jeder Colonieart wurde annähernd die gleiche Masse auf einen Spatel gebracht und mit Methylenblau gefärbt; in der Schleimmenge war kein Unterschied zu bemerken.

Die Zahl der Bacterien einer undurchsichtigen und einer klaren Colonie wurde dann nach der bei Wasseranalyse angewendeten Methode berechnet. Bei der ersten Berechnung wurden Colonien von 4 mm Durchmesser gewählt. Die durchsichtige Colonie zeigte 30 grosse Sporangien. Die Resultate stellten sich so heraus: die Colonie, in der D. m. nicht vorhanden war, hatte etwa 836 Millionen Bacterien; während die, in der D. gewachsen war, nur gegen 19 Millionen hatte; d. h. fast 98 % der Bacterien waren von D. m. getödtet worden. Diese Berechnung wurde

mit Colonien von einer anderen Platte wiederholt, und wieder zeigten die Resultate einen grossen Unterschied — in diesem zweiten Falle waren 83 % der Bacterien verschwunden. Für die zweite Berechnung wurden etwas grössere Colonien (5 mm Durchmesser) gewählt. Die durchsichtige Colonie hatte nur 15 kleine Sporangien; daher steht hier kein so bedeutender Unterschied in der Bacterienzahl zu erwarten, als wo 30 Sporangien auf einer Colonie von 4 mm Durchmesser wuchsen. Diese Erscheinungen zeigen, dass D. m. wichtige Veränderungen in den Bacteriencolonien, in denen es wächst, verursacht. Ich versuchte diese Veränderungen durch Färben zu bestimmen. Es fand sich, dass Gentianaviolett der für diesen Zweck geeignetste Farbstoff war. Die Colonien, in denen D. m. gewachsen war, bestanden, wie sich zeigte, fast ganz und gar aus Bacterienresten; die wenigen unverletzt gebliebenen Bacterien waren stark angeschwollen und hatten verschiedene abnorme Gestalten („Involutionsformen"). Die Bacterien der Controlcolonien, d. h. Colonie ohne D. m., waren normal gestaltet (kurze Stäbchenform). Wir sehen also, dass das Wachsthum von D. m. in Colonien von Bact. fimbr. eine Zerstörung der Bacterien mit sich bringt. Zur besseren Beobachtung dieser Zerstörung wurde D. m. mit einem grösseren Bacterium, *Bac. megatherium* isolirt.[1]) Das Wachsthum von D. m. in Colonien von *Bac. megatherium* war, wie in denen von Bact. fimbr. von einem deutlichen Klarwerden der Colonien begleitet. Bei der Färbung zeigte es sich, dass die Controlcolonien aus einheitlich gestalteten Stäbchenbacterien bestanden, die gelegentlich zu Fäden von 2—5 Bacterien vereinigt waren. Die Bacterien aus den Colonien, in denen D. m. gewachsen war, bestanden aus:

1. Involutionsformen. Dieses sind ungewöhnlich grosse, abnorm gestaltete Formen; sie sind oft zu einem solchen Umfang angeschwollen, dass sie kaum von den D.-Sporen zu unterscheiden sind. Ihre Bildung resultirt stets daraus, dass D. m. in der Colonie wächst. Dass sie nicht das Ergebniss eines ungeeigneten Ernährungsmediums sind, wird durch die Controlculturen bewiesen, die auf demselben Medium gewachsen und ebenso alt waren, ohne Involutionsformen zu bilden. Viele der Involutionsformen zerfallen in Stücke, allmählich absterbend (s. Fig. 3).

---

1) Bact. fimbr. ist sehr klein — die vegetative Zelle ist kleiner als die Sporen von *Bac. megatherium*.

2. Reste der Bacterienzellen, die das **Ergebniss** des Verfalls der Involutionsformen sind. Diese Ueberbleibsel bedecken den Haupttheil des Gesichtsfeldes.

3. Normalformen von *Bac. megatherium.* Davon sind aber nie viele vorhanden; gelegentlich fehlen sie ganz.

Aehnlich wurde D. m. mit *Bac. subtilis* und *Bac. fluor. liq.* isolirt, und in beiden Fällen verursachte D. m. das Klarwerden der Colonien: die Färbung ergab, dass es die Produktion von Involutions-

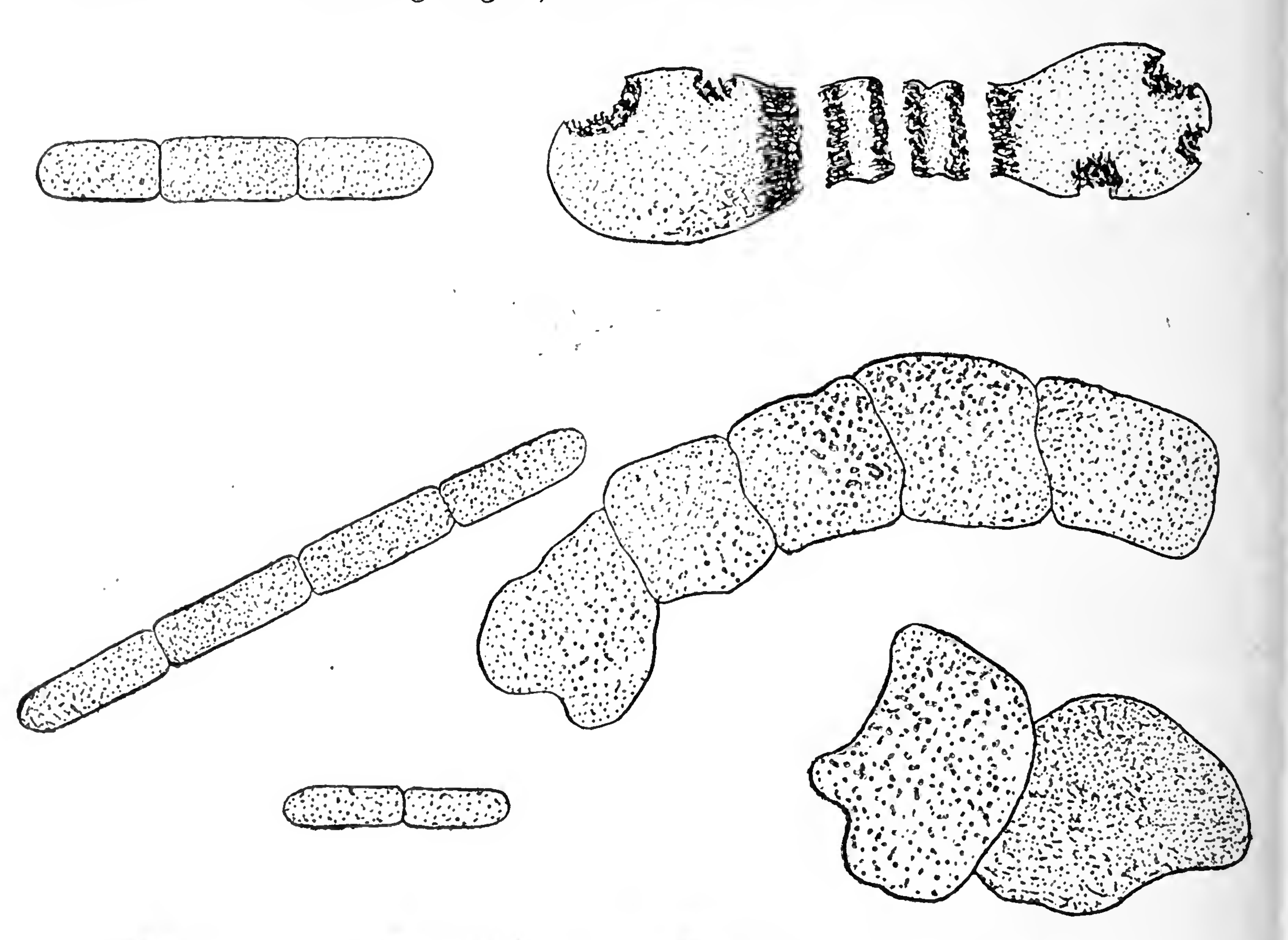


Fig. 3. Links normaler Bact. megatherium. Rechts bei derselben Vergrösserung, Involutionsformen desselben Bacillus aus einer Colonie mit D. m.; einige davon sind im Zerfallen begriffen.

formen und den Verfall der Bacterien veranlasste. *Bac. subtilis* wurde seiner Grösse wegen für diese Versuche gewählt. Mit *Bac. fluor. liq.* wurde D. m. andererseits isolirt, weil Nadson, der die beiden kürzlich zusammen gezüchtet hatte, fand, dass zwischen ihnen eine regelrechte Symbiose bestand. Nach meinen Versuchen behandelte D. m. jedoch *Bac. fluor. liq.* genau so, wie es Bact. fimbr., *Bac. megatherium* oder *Bac. subtilis* behandelt hatte, d. h. es zerstörte die Bacterien und brachte so das Klarwerden der Colonien zu stande. Ferner brachten diejenigen Colonien von *Bac. fluor. liq.,* in denen

D. m. wuchs, keinen der charakteristischen Farbstoffe hervor, denen der Bacillus seinen Namen verdankt, während die Controlcolonien, in denen D. m. nicht vorhanden war, es thaten. D. m. schwächt also den *Bac. fluor. liq.*, anstatt ihm Nutzen zu bringen, so sehr, dass er unfähig wird die Farbstoffe hervorzubringen. Die Involutionsformen sind natürlich die geschwächten. Einen anderen Beweis für die Schwächung von Bacterien durch D. m. erbrachte seine Züchtung mit *Bac. megatherium*. Hier zeigte es sich, dass, wenn D. m. zur gleichen Zeit wie *Bac. megatherium* gesät wurde, der Bacillus — die Involutionsformen — unfähig war, Sporen zu bilden.

Ich lasse jetzt eine Beschreibung des Verfahrens folgen, nach dem D. m. mit jeder der Bacterienarten isolirt wurde. Die Originalcultur von D. m. mit Bact. fimbr. wurde dadurch erhalten, dass ein Sporangium in Wasser geschüttelt, dieses dann verdünnt und auf das Ernährungsmedium gegossen wurde. Dies Verfahren gründete sich auf die Voraussetzung, dass ein einzelnes Bacterium und eine einzelne D.-Spore sich auf irgend einem Theile einer Platte zusammenlegen, wo keine anderen Bacterien hingelangt sind. Durch diese Methode wurde endlich eine Reincultur von D. m. und Bact. fimbr. hergestellt; die Methode ist aber sehr umständlich. Um D. m. mit *Bac. megatherium* zu isolieren, wurde die folgende neue Methode, die durch die Entdeckung, dass D. m. Bact. fimbr. vernichtet, angeregt wurde, angewandt: *Bac. megatherium* wurde auf verschiedene Nähragar gesät und wenn die Colonien einige Tage alt waren, wurden sie mit D. m. von Exemplaren, die in Colonien mit Bact. fimbr. gewachsen waren, geimpft. Dabei wurde ein einzelnes Sporangium in jede Colonie von *Bac. megatherium* gebracht. Im Verlauf von 4—5 Tagen trug D. m. Frucht und wurde wieder in Colonien von *Bac. megatherium* geimpft, wo es wieder Frucht trug, um zum dritten Male auf *Bac. megatherium* geimpft zu werden. Nachdem D. m. in dieser Art durch drei auf einander folgende Generationen auf *Bac. megatherium* gewachsen war, zeigte es sich, dass es völlig frei war von Bact. fimbr. und dass wir eine Reincultur von D. m. + *Bac. megatherium* hatten. In gleicher Weise wurden Reinculturen von D. m. + *Bac. subtilis* und D. m. + *Bac. fluor. liq.* erzielt. Unter Benutzung dieser Methode wurden auf mehreren Nährmedien Versuche zur Isolirung von D. m. mit *Bac. anthracis* und mit einer *rosa Hefe* gemacht. Die Bemühungen hatten jedoch keinen Erfolg, denn D. m. wuchs nicht in Colonien dieser beiden Organismen.

Eine Methode, D. m. zu säen, besteht darin, ein Sporangium abzustreifen und die Sporen vermittels einer Platinnadel über den Agar zu vertheilen. Wird D. m. so gesät, dann entwickeln sich zahlreiche Bacteriencolonien und bestätigen so die bereits von Nadson gemachte Beobachtung, dass Bacterien in den Sporangien von D. m. vorkommen. Bisweilen jedoch kam es vor, dass Platten, auf die Sporangien gesät waren, unfruchtbar blieben. Da die benutzten Ernährungsmedien für D. m. geeignet waren, so konnte sein Nichtwachsen nur auf das Fehlen von Bacterien zurückzuführen sein. Dies wurde dadurch bewiesen, dass auf eine Hälfte der Platte Bacterien gesät wurden, wo sich dann zeigte, dass D. m. in den Bacteriencolonien wuchs, während die andere Hälfte der Platte unfruchtbar blieb. Diese Versuche bestätigen diejenigen, die am Anfang dieses Capitels beschrieben sind und zeigen, dass Bacterien für das Wachsthum von D. m. nöthig sind.

Die Abhängigkeit der D.-Amöben von dem Bacterium lässt zunächst vermuthen, dass die Amöben Bacterien fressen. Dies ist trotz wiederholter Versuche bei D. m. nie beobachtet: man sah weder, dass die Amöben Bacterien verschlangen, noch fand man Bacterien in den Amöben. Ferner hat eine Färbung der Amöben nie gezeigt, dass sie Bacterien enthielten, denn obgleich die Amöben oft Körperchen von verschiedener Grösse enthalten, zeigen die folgenden Proben, dass dies keine Bacterien sind: 1. Sie werden durch Alkohol aufgelöst; 2. sie lassen sich mit Methylenblau oder Methylengrün färben, während Bact. fimbr. aus einer Colonie, von der die Amöben genommen waren, dafür unempfindlich ist. Ferner fand sich umgekehrt ein Farbstoff, Gentianaviolett, der Bact. fimbr., aber nicht die Körperchen färbt. Die anderen Forscher, die mit D. m. gearbeitet haben, nämlich Brefeld, Grimm und Nadson, behaupten einstimmig, dass D. m. nicht Bacterien verschlingt, sondern sich endosmotisch nährt. Grimm, dessen Forschung sich weitläufig mit dem Bau und dem Kern der Amöben beschäftigt, hatte eine hervorragende Gelegenheit dies zu beobachten, wenn er es färbte, um den Bau des Kernes zu prüfen. Er hat feste Reste in den Amöben gesehen, hält aber solche Funde für seltene Ausnahmen, da die Amöben sich durch Endosmose nähren. Bei anderen *Myxomyceten*, z. B. *Didymum*, wie zuerst von Lister boobachtet worden ist, ist die thatsächliche Einführung von Bacterien leicht zu beobachten und man kann ferner die eingeführten Bacterien in der Vacuole der Amöbe herumtanzen sehen. Bei der colossalen Anzahl der von D. m. zerstörten Bacterien müsste man, wenn sie in den Amöben verdaut

würden, unbedingt im Stande sein, etwas von dem Process wahrzunehmen.

Wir haben gezeigt, dass D. m. nicht von den Stoffwechselprodukten von Bacterien (Bact. fimbr.) leben kann und ferner, dass es keine Bacterien auffrisst. Andererseits steht dem aber die Thatsache gegenüber, dass Bacterien für seine Entwickelung nöthig sind. Die Färbung von Bacterien aus Colonien, in denen D. m. wächst, ergibt, dass die Bacterien allmählich von D. m. zerstört werden, d. h. dass das Wachsthum und die Ernährung von D. m. begleitet werden vom Verfall der Bacterien. Die Frage ist nun die: Wie kann D. m. sich von Bacterien nähren, ohne sie in seinem Körper aufzunehmen und sie dort zu verdauen? Offenbar, indem er sie ausserhalb seines Körpers verdaut. Es müsste zu diesem Zweck ein Enzym von D. m. abgesondert werden. Die aus der Bacterienverdauung durch das Enzym resultirenden Produkte könnten dann endosmotisch von D. m. aufgesogen werden. Die Involutionsformen sind ein wichtiger Beweis für das Vorhandensein irgendwelcher Substanz, die nachtheilig auf die Bacterien wirkt. Ferner müssen wir die bei der Färbung sich findenden Bacterienreste als unverdaute Ueberbleibsel auffassen. Die Existenz von Enzymen in dem Körper von *Myxomyceten* ist längst bekannt; so bewies Krukenberger (18) das Vorhandensein eines peptonisirenden Enzyms in *Fuligo septicum*. Und das ist der Weg, auf dem Amöben die verschlungenen Bacterien verdauen. Nie jedoch werden Bacterien von Amöben völlig gelöst, denn wenn sie einige Zeit in den Amöben oder in dem Plasmodium geblieben sind und ihr Nährwerth extrahirt ist, wird der unverdaute Rest ausgeworfen. Diese ausgeworfenen Reste entsprechen den Bacterienüberbleibseln, die in Colonien mit D. m. gefunden werden.

Dann wandte ich mich der Frage zu, ob lebende Bacterien nöthig sind oder ob D. m. nicht auch todte Bacterien verwerthen kann. *Bac. megatherium* wurde auf Agar gesät und musste 2—3 Tage wachsen. Dann wurden die Bacterien getödtet, indem Aether, Alkohol oder Chloroform über die Platte gegossen wurde und einige Stunden darauf stehen blieb; darauf wurde der Ueberschuss fortgegossen und die letzten Spuren des Giftes entfernt, indem die Platte einer Temperatur von etwa 30° C. ausgesetzt wurde. Um für die Entwickelung von D. m. Feuchtigkeit zu bekommen, wurde den Platten sterilisirtes Wasser zugesetzt. Zur Vergewisserung, dass die Bacterien todt waren, wurden in jedem Falle Züchtungsversuche gemacht. Die Colonien wurden dann mit D. m. geimpft und das Er-

gebniss war, dass D. m. auf der Chloroform- in neun und auf der Alkoholplatte ebenfalls in neun Tagen Frucht trug, aber auf der Aetherplatte überhaupt nicht wuchs. Aehnliche Experimente wurden mit Bact. fimbr. ausgeführt, wobei das Resultat war, dass D. m. auf der Chloroform- in 4—6 Tagen und auf der Alkoholplatte in neun Tagen Frucht trug, auf der Aetherplatte aber überhaupt nicht wuchs. In den Controlcolonien von lebenden Bacterien wurden in beiden Fällen (Bac. meg. und Bact. fimbr.) ca. vier Tage zur Fruchtbildung gebraucht. Hervorzuhebende Resultate sind hier: 1. D. m. kann sich von mit Chloroform getödtetem Bact. fimbr. ernähren. Dies schliessen wir aus der zur Fructification benöthigten Zeit, dem Vorhandensein von ungelösten Ueberbleibseln und dem theilweisen Klarwerden der Colonien. Der Nachweis der Fähigkeit von D. m., überhaupt getödtete Bacterien zu verdauen, ist sehr wichtig, weil dadurch die Möglichkeit der Bacterienvernichtung in zwei verschiedenen Stadien — Tödtung und dann erst Verdauung — gezeigt wird. Aus theoretischen Gründen ist dies übrigens sehr wahrscheinlich. 2. Andererseits kann sich D. m. weder von mit Chloroform getödtetem *Bac. megatherium* noch von mit Alkohol getödtetem Bact. fimbr. ernähren. Der Grund für diese Verschiedenheiten ist unklar; indessen bleibt zu beachten, dass die im Protoplasma verursachte Giftwirkung zweifellos von der specifischen Gift- bezw. Bacterienart abhängt. 3. Alkohol macht die durch ihn getödteten Bacterien unbrauchbar; sowie aber neue Bacterien Zeit zur Entwickelung gehabt haben, wächst D. m. (Es werden unvermeidlich lebende Bacterien zugleich mit D. m. gesät). Behandlung mit Aether dagegen verhindert in beiden Fällen die Entwickelung des D. m. vollständig, möglicherweise durch Verhinderung der Entwickelung der Bacterien, wie bei Gerinnung des Eiweisses.

So lange man festhält, dass Bacterien einen wesentlichen, ja sogar den hauptsächlichsten Theil der Nahrung von D. m. bilden, ist die Möglichkeit, dass D. m. chemische Substanzen und zwar andere als die aus der Verdauung von Bacterien resultirenden benutzt, nicht ausgeschlossen. Da wir keine von anderen Nährstoffen völlig freien Bacterien erhalten können, haben wir kein Mittel zur endgiltigen Beantwortung der Frage. Das reichliche Wachsthum von D. m. in maltose-, dextrin- und inulinhaltigen Lösungen (vgl. Tabelle II), in welch letzteren es die Entwickelungsintensität von Bact. fimbr. übertrifft, mag immerhin ein Hinweis darauf sein, dass D. m. sich theilweise entweder von der Maltose, dem Dextrin oder Inulin selbst, oder

von anderen chemischen Substanzen, die Bact. fimbr. durch sein Wachsthum in diesen Lösungen hervorgebracht hat, genährt hat. Aber, wie gesagt, positive Schlüsse kann man nicht ziehen.

Die enorme Zahl von Bacterien, die D. m. verdaute, und seine geringen Anforderungen an die Ernährung erklären es, dass Bacterien den Hauptbestandtheil seiner Nahrung bilden und für ein mässiges, wenn nicht reichliches Wachsthum genügen. Hiernach fragen wir naturgemäss: Warum wächst D. m. nicht überall, wo Bacterien, wenigstens die vier besprochenen Arten, wachsen? Versuche ergaben, dass das Wachsthum von D. m. nicht allein von der besonderen Species des mit ihm zusammen gesäten Bacteriums abhängt, sondern auch von dem benutzten Ernährungsmedium.

1. Betreffend den Einfluss des Bacteriums: Auf einem 0,5 proc. KNO_3 + 1 proc. Traubenzucker enthaltenden Agar wuchs D. m. in Colonien von *Bac. subtilis* oder Bact. fimbr., aber nicht in Colonien von *Bac. megatherium* oder *Bac. fluor. liq.* Auf einem Fleischextract enthaltenden Agar wuchs D. m. in Colonien von *Bac. megatherium* oder Bact. fimbr., aber nicht in Colonien von *Bac. subtilis* oder *Bac. fluor. liq.*

2. Betreffend den Einfluss des Ernährungsmediums: Mit *Bac. subtilis* wuchs D. m. auf KNO_3-Agar, aber nicht auf Fleischextractagar.[1]) Mit *Bac. megatherium* wuchs D. m. auf weinsaurem Ammoniumagar, Fleischextractagar oder NH_4NO_3-Agar, aber nicht auf Asparaginagar oder KNO_3-Agar. Ferner wuchs, was die Culturen in flüssigen Medien angeht, D. m., obgleich es mit Bact. fimbr. in vielen Lösungen wuchs, nicht in denen, die Asparagin, Pepton (0,1 %), citron- oder apfelsaures Salz enthielten (vgl. Tabelle I und II). Die einzige Erklärung dafür, dass D. m. in diesen Fällen nicht wuchs, ist, dass die Bacterienprodukte eine schädliche Wirkung darauf ausübten und sein Wachsthum verhinderten. Die Produktion chemischer Veränderungen in einem Medium als Resultat des Wachsthumes von Bacterien ist wohlbekannt (vgl. Flügge 8); ferner erbringen solche Krankheiten wie Starrkrampf, Tuberkulose u. s. w. den Beweis für die schädliche Wirkung von Bacterienprodukten und wenn solche für höhere Thiere schädlich sind, so gibt es keinen Grund, weshalb andere

---

1) Für den gegenwärtigen Zweck ist es nicht nothwendig, die genaue Zusammensetzung der verschiedenen Agar im Einzelnen anzugeben, aber gewöhnlich enthielten sie 1 % Traubenzucker und 1—2 % einer N-haltigen Substanz.

nicht für niedrigere Organismen schädlich sein sollten. Die von Bact. fimbr. in den Lösungen, die Asparagin, citron- und apfelsaures Salz enthielten, hervorgerufene Reaction war stark alkalisch und zwar so stark, dass schon dies an sich, abgesehen von einer besonderen Wirkung der Bacterienprodukte, völlig zur Verhinderung des Wachsthumes von D. m. genügte. In anderen Lösungen, wie z. B. den 0,1 % Pepton enthaltenden (vgl. Tabelle I), blieb die Reaction deutlich in den Grenzen, in denen D. m. gedeihen kann, so dass hier die schädliche Wirksamkeit der Bacterienprodukte irgend einer besonderen Wirkung, abgesehen von der ihrer Reaction, zugeschrieben werden musste.

Aus einem Vergleich der Resultate der in Tabelle I und III enthaltenen Experimente kann man ersehen, dass D. m. ein wenig besser auf Agar wächst als in Flüssigkeiten gleicher Zusammensetzung, und weiter ist D. m. in einigen Fällen sogar da auf dem Agar gewachsen, wo es in dem entsprechenden flüssigen Medium nicht fortkommen konnte. Die Thatsache, dass D. m. stark aërobisch ist, trägt zweifellos theilweise dazu bei, dass es auf Agar in directer Berührung mit der Luft besser wächst als in Flüssigkeiten. Den zweiten Factor, der vielleicht von Einfluss ist, bilden von Bact. fimbr. gelieferte Stoffe. Diese Produkte, die für D. m. schädlich sein können, sind, wenn sie in einer Bacteriencolonie auf Agar entstehen, in ihrer Wirkung auf diese eine Colonie beschränkt, wohingegen sie sich in Flüssigkeiten infolge der Diffusion diese Stoffe allenthalben zur Geltung bringen können. Dass Bacterienprodukte auf Agar weniger nachtheilig wirken, wird durch die Thatsache bewiesen, dass, während die aus 0,1 % Pepton gebildeten die Entwickelung von D. m. in Flüssigkeiten völlig verhindern, es doch ausgezeichnet wächst auf Agar, der zwei Mal so viel Pepton enthält (vgl. Tabelle I und III). Wie festgestellt ist, wächst D. m., wenn es mit Bact. fimbr. gesät ist, ausgezeichnet in Maisextract; in Erbsenextract dagegen, der schon an sich viel nahrungshaltiger ist, kann D. m. nicht wachsen. Da wir hier das Wachsthum in zwei flüssigen Medien vergleichen, so stehen sie beide darin auf derselben Stufe, dass in ihnen D. m. O-Mangel leidet und wir können daraus schliessen, dass die aus dem ausgezeichneten Wachsthum von Bact. fimbr. in Erbsenextract resultirenden Stoffwechselprodukte die einzige Ursache für die Verhinderung des D.-Wachsthums sind. Ferner wächst D. m., obgleich es in Erbsenextract nicht gedeiht, auf dem damit gemischten Agar gut. Ein anderer Punkt, der in Betracht gezogen werden muss, ist, dass immer

die Gefahr vorliegt, fremde Bacterien aus der Luft in die Culturen zu bekommen. Wenn solch ein Bacterium auf Agar gefallen ist, entwickelt es sich dort und bildet eine Colonie und die schädlichen Produkte, die sie hervorbringt, bleiben auf die unmittelbare Nachbarschaft der Colonie beschränkt. Sollte jedoch eine fremde Bacterienart zu einem flüssigen Medium, das geeignete Nahrung enthält, Zutritt bekommen, so vermehrt sie sich überaus schnell, breitet sich durch die ganze Flüssigkeit aus und ihre Produkte haben Gelegenheit, alle Amöben in dieser Flüssigkeit zu schädigen. Zur Bekräftigung dessen zeigte es sich in flüssigen Medien, die solche Substanzen wie Disacchariden, Glucosen, Amide u. s. w., die von der Mehrzahl der Bacterien leicht aufgenommen werden, enthielten, dass, während D. m. mit Bact. fimbr. allein gesät gut wächst, kein D. m. erscheint, wenn mehrere andere Bacterienarten zugleich mit hineingesät werden. In der That ist Maisextract das einzige gewöhnliche flüssige Medium, in dem D. m. mit einiger Sicherheit gezüchtet werden kann, wenn mehrere Bacterienarten mit ihm ausgesät sind, und er verdankt diese Eigenschaft wahrscheinlich dem Umstand, dass sein C und N beide in nur schwer zersetzbaren Formen vorliegen, die von der Mehrzahl der Bacterien nicht leicht benutzt werden können. Die Bacterienprodukte sind alsdann entweder unschädlich oder, wenn schädlich, sammeln sie sich nicht zu solcher Masse an, dass sie verderblich werden. Die Erfahrung hat gelehrt, dass D. m. sehr empfindlich gegen die durch das Wachsthum von Bacterien gebildeten Produkte ist und für die nackten Amöben ist das leicht verständlich. Nadson, der bei der Züchtung von D. m. in Flüssigkeiten auf grosse Schwierigkeiten stiess, erklärt, dass solche Medien für diesen Organismus nicht geeignet sind. Obgleich er eine beträchtliche Zahl von Versuchen anführt, die beweisen sollen, dass flüssige Medien für D. m. ungeeignet sind, ist seine Behauptung doch unhaltbar und auf Rechnung des Umstandes zu setzen, dass er kein flüssiges Medium gefunden hat, in dem D. m. mit *Bac. fluor. liq.* gut wuchs. Gründe für die Ungeeignetheit flüssiger Medien für D. m. gibt er nicht an und in seinen Beweisen unterlässt er es, Bacterienprodukte zu berücksichtigen. Er macht für das Misslingen seiner Versuche in flüssigen Nährböden mit Unrecht den Aggregatzustand der Lösungen verantwortlich. Wie früher dargelegt, hat seine Behauptung etwas Richtiges; aber wir haben gezeigt, dass auch in Flüssigkeiten D. m. reichlich sich entwickelt, wenn geeignete Nährstoffe darin gesät sind und geeignete Bacterien gleichzeitig mit ihm sich entwickeln.

II. Einfluss der Feuchtigkeit und des Sauerstoffs.

Alle Versuche, ausser den die Ernährung betreffenden, wurden, soweit das Gegentheil nicht ausdrücklich bemerkt ist, auf einem aus Maisextract mit Zusatz von 0,2 % K_3PO_4 bestehenden Agar ausgeführt.

In der Gelatinestichcultur wächst Bact. fimbr. auf der Oberfläche in directer Berührung mit der Luft und auch längs des Stichkanals. Dieser Beweis dafür, dass Bact. fimbr. ein facultativer Anaërobiont ist, wurde bestätigt durch eine Nährlösungscultur in Wasserstoffatmosphäre. Unter diesen Umständen wächst Bact. fimbr. ebenso gut, wie wenn ihm freier Sauerstoff zur Verfügung steht.

Um zu prüfen, ob D. m. ein facultativer Anaërobiont ist, wurde Maisagar mit einem Zusatz von etwa 3 % Rohrzucker benutzt.[1]) Durch den flüssig gemachten Agar wurde Wasserstoff geleitet, um etwa vorhandene Luft zu verdrängen. Dann liess ich den Agar erstarren und säte Bact. fimbr. und D. m. auf die feste Oberfläche. Nachdem die Gläser vermittelst eines hindurchgesandten Wasserstoffstromes luftfrei gemacht waren, wurden sie luftdicht geschlossen. Unter diesen Umständen wuchs Bact. fimbr., aber D. m. war selbst nach Ablauf eines Monats noch nicht erschienen. Als jedoch am Ende dieser Zeit die Luft Zutritt erhielt, trug D. m. in 3—4 Tagen reichlich Frucht. Daraus ersehen wir, dass D. m. ein obligatorischer Aërobiont ist. Nadson hat dies bereits gesagt; seine Methode (Gelatinestichcultur) ist aber nicht überzeugend, da D. m. in der Substanz fester Medien keine normale Frucht bildet: es hätte also, könnte es anaërobisch leben, keinen Stengel, sondern eine, nur aus einer Sporenkugel bestehende Frucht bilden können und diese hätte leicht übersehen werden können. Es muss betont werden, dass D. m., selbst wenn es mit einem Anaërobionten (Bact. fimbr.) verbunden ist, in einer O-freien Atmosphäre nicht leben kann.

Das Verlangen des D. m. nach freiem Sauerstoff erklärt zweifellos zum Theil sein ausgezeichnetes Wachsthum auf der Oberfläche geeigneter fester Medien (s. o.), sowie dass es in gewissen flüssigen Medien, z. B. in peptonhaltigen, mit viel grösserer Sicherheit in hängenden Tropfen als in Schalen gezüchtet werden kann und dass es für eine erfolgreiche Züchtung in grossen Mengen von Flüssigkeiten wesentlich ist, dass die Flüssigkeit eine geringe Tiefe und eine grosse, der Luft ausgesetzte Oberfläche hat.

---

1) Rohrzucker wurde dem Ernährungsmedium zugesetzt, da es erwiesen ist, dass viele Organismen bloss dann anaërobisch leben können, wenn ihnen Mono- oder Disaccharide angeboten werden.

Es ist bereits festgestellt, dass in D.-Culturen in flüssigen Medien, auf der Oberfläche der Lösung Plasmodien und aus diesen die Luftstengel und Sporangien gebildet werden. Eine sorgfältigere Beobachtung zeigt indessen, dass einige Plasmodien (5—10 %) in der Flüssigkeit, am Boden der Schale, gebildet werden; dass jedes dieser Plasmodien sich zu einer kugelförmigen Masse sammelt und seine sämmtlichen Amöben in Sporen verwandelt. Jede solche kugelförmige Masse besteht einzig und allein aus einer Ansammlung von Sporen: sie ist weder von einer gewöhnlichen Wand umgeben, noch enthält sie irgend welche Stengelzellen. Diese Sporen haben die gewöhnliche Gestalt, d. h. sie sind oval, an den Enden gerundet und an den Seiten flach; sie sind keimfähig und scheinen in jeder Hinsicht den in der Luft gebildeten gleich zu sein. D. m. hat also zwei Fruchtarten: die eine besteht lediglich aus einer Ansammlung von Sporen; die andere, eine mehr differencirte Frucht, wird in der Luft gebildet und zeigt einen Sporangiumträger, der eine Kugel von Sporen (das Scheinsporangium) an seiner Spitze trägt. Der Hauptunterschied zwischen diesen beiden Fruchtformen ist, dass die letztere einen Stengel hat, während dieser der ersteren fehlt.

Weiterhin wurden Versuche zur Bestimmung der Ursache der Stengelbildung gemacht. Es wurden, wie gewöhnlich, Sporen auf Agar gesät; dann wurde Oel in verschiedener Tiefe bis zu 5 mm darüber gegossen. Die Ergebnisse lassen sich, entsprechend der Tiefe der Oelschicht, wie folgt eintheilen:

1. Die Oelschicht nicht tiefer als 1—2 mm. Das Plasmodium beginnt zur gewöhnlichen Zeit, nämlich nach Ablauf des dritten Tages, sich zu bilden. Es streckt dann mehrere Arme aus, die sich durch das Oel gegen die Oberfläche hin erheben. An verschiedenen Stellen dieser Arme, gewöhnlich am oberen Ende, sammeln die Amöben sich zu dichten Kugeln, die innerhalb weniger Stunden in Sporen verwandelt werden (s. Fig. 4).

Eine Untersuchung zeigt, dass die Arme sehr dünn sind, fast durchsichtig und aus kleinen, schwach entwickelten Zellen bestehen.[1]) Diese aus Zellen zusammengesetzten Arme sind also thatsächlich Sporangienträger und die Sporenbälle sind Sporangien. Ein Vergleich des Baues eines in der Luft gebildeten Stengels mit einem in

---

1) Erhebliche Schwierigkeiten bereitete die mikroskopische Untersuchung dieser Arme. Die besten Erfolge wurden erzielt, wenn sie zur Entfernung des Oeles in Wasser geschüttelt und dann in frischem Wasser aufgelegt wurden.

Oel gebildeten zeigt, dass im ersteren die Zellen gross und sechseckig sind, dünne, scharf abgegrenzte Wände haben und wenig Protoplasma enthalten. Der in Oel gebildete Stengel besteht aus kleinen rundlichen Zellen mit schlecht abgegrenzten Wänden. Diese Zellen enthalten eine grosse Menge Protoplasma, das nicht zur Wandbildung verwendet ist. Im Allgemeinen sieht der in der Luft wachsende Stengel aus wie eine cylindrische Säule mit einem scharf abgegrenzten Zellenbau, durch den er leicht von dem Sporangiumträger der *Mucoraceen* unterschieden werden kann. Der in Oel gebildete Stengel andererseits ist breit, flach und sehr ausgedehnt, als ob er so viele Oberfläche wie möglich darbieten wollte. Bei dieser Tiefe

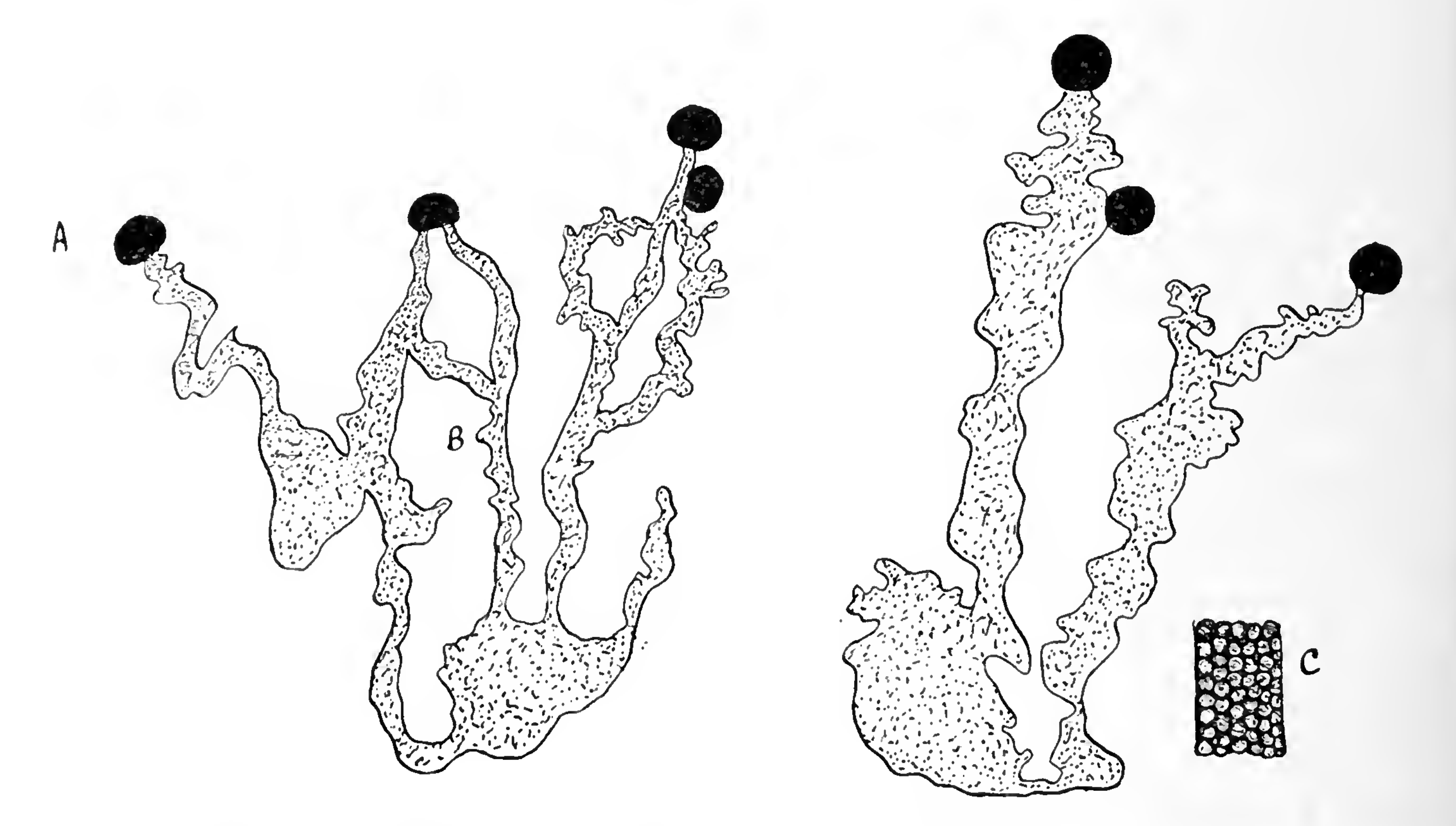


Fig. 4. Unter Oel gebildete Früchte. *A* Haufe von Sporen (Sporangium). — *B* Stengel. — *C* Stück des Stengels im optischen Durchschnitt bei stärkerer Vergrösserung. Die Zellen sind klein und enthalten noch viel Protoplasma, was nicht zur Wandbildung verwendet worden ist.

des Oeles trägt jede dieser abnormen Fructificationen 3—8 kleine Sporenkugeln.

2. Oelschicht von $1^1/_2$—2 mm Tiefe. Die Entwickelungsprocesse werden verzögert: 5—6 Tage sind nöthig, ehe Sporenbildung eintritt. Ferner werden in der Mehrzahl der Fälle (ca. 95 %) alle Amöben zur Bildung von Stengelzellen verwandt, ohne dass neben ihnen Sporen gebildet wurden. Nur ausnahmsweise (ca. 5 %) entstehen wie bei normaler Entwickelung Stengel und Sporen, und zwar um so seltener, je dicker die Oelschicht ist. Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass der flüssige Aggregatzustand der

Umgebung nicht nothwendigerweise die Stengelbildung verhindert.

Die Ursachen für die Wirkung der zunehmenden Oeltiefe sind offenbar in der Verminderung der Transpiration oder in der Einschränkung der verfügbaren O-Menge zu suchen. Da Sporen in Wasser gebildet werden können, ist die Sporenbildung von der Transpiration unabhängig; daher hat das Ausbleiben der Sporenbildung unter $1^1/_2$—2 mm Oel nichts mit der verringerten Transpiration zu thun. Es muss also der O-Mangel schuld gewesen sein, und daraus schliessen wir, dass die Sporenbildung mehr Sauerstoff verlangt als die Stengelbildung. Diese Erkenntniss befähigt uns weiter zu gehen und zu sagen, dass, weil unter Wasser Sporen gebildet werden, dort mehr als zur Stengelbildung nöthiger Sauerstoff vorhanden ist, und dass also das Ausbleiben der Stengelbildung unter Wasser nicht dem O-Mangel zuzuschreiben ist.

Wir wollen jetzt der Wirkung der anderen Unterschiede zwischen Luft und Lösung, wie sie von Klebs (5. Theil II) angegeben sind, nachgehen. Diese Unterschiede bestehen in ihrem verschiedenen Gehalt an CO_2 und N und in dem physikalischen Zustande, in dem Wasser in ihnen existirt: in der Luft als Gas; in einer wässerigen Lösung als Flüssigkeit.

1. Kohlendioxyd (CO_2). Luft enthält nur 0,04 % CO_2, während eine Lösung, in der Bacterien und D. m. wachsen, das Ganze der von ihnen ausgeathmeten CO_2 enthält. Solch eine Lösung enthält also zweifellos viel mehr CO_2 als Luft und es wäre möglich, dass das Uebermaass von diesem Gase die Stengelbildung verhindert. Um dies zu prüfen, wurde D. m. in einer CO_2-freien Atmosphäre und auch in einer CO_2-reichen Atmosphäre gezüchtet. Eine CO_2-freie Atmosphäre wurde durch Entfernung des CO_2 mit KOH erlangt. In einer solchen wuchs D. m. gut und die Stengelbildung war ganz normal. Eine CO_2-reiche Atmosphäre wurde dadurch erzielt, dass ein Becherglas mit H_2SO_4 und Na_2CO_3 unter eine Glasglocke gestellt wurde.[1]) Unter solchen Umständen gedieh D. m. gut und bildete normale Stengel. Wir sehen also, dass CO_2 keinen Einfluss auf die Stengelbildung hat; denn ein Stengel wird sowohl in einer CO_2-freien wie in einer CO_2-reichen Atmosphäre gebildet.

1) Um die Bildung einer mit Wasserdampf gesättigten Atmosphäre zu verhüten — ein Verfahren, dessen Ursache später dargelegt werden wird — wurde $CaCl_2$ unter die Glasglocke gebracht. Bei dem vorigen Versuch diente KOH ebenso zur Absorption von Wasserdampf wie von CO_2.

2. Stickstoff (N). Um zu prüfen, ob N zur Stengelbildung nöthig ist, wurde D. m. in einer N-freien Atmosphäre gezüchtet (es wurde eine Mischung von O und H benützt). Wie aber zu erwarten war, bildete D. m. normale Stengel.

3. CO_2, O, N, und der Aggregatzustand des Mediums an und für sich haben wir damit ausser Discussion gesetzt. Der einzige, noch übrige Factor, bezw. Factoren, ist der aus dem physikalischen Zustand des chemischen Substanz H_2O resultirende. Die Negirung des Einflusses all der anderen wichtigen Unterschiede ist der einzige Beweis, den wir dafür erbringen können, dass dies der wirksame Factor ist. Die Beobachtung der Erscheinung der Stengelbildung mag aber zu Gunsten dieses Factors sprechen. Wenn wir in Betracht ziehen, was es für ein Plasmodium ausmacht, ob es von Wasser in gasförmigem oder flüssigem Zustande umgeben ist, fällt es zunächst auf, dass es im ersteren Falle transpiriren kann, im letzteren aber nicht. In Wasser kann keine Transpiration stattfinden und ein Stengel wird nicht gebildet; in Oel kann eine schwache Transpiration stattfinden und es wird ein schwach entwickelter Stengel gebildet; in Luft kann Transpiration ungehindert vor sich gehen und ein voll entwickelter Stengel ist das Ergebniss. Ferner sind die Amöben während des Amöboidstadiums — seien sie in Lösungen oder auf der Oberfläche fester Medien — stets von einer Wasserschicht umgeben. Wenn sie sich aber zu einem Plasmodium gesammelt haben und dieses sich zusammengezogen hat, wird die Oberfläche des Plasmodiums, wenn man es unter dem Mikroskop betrachtet, dunkel, d. h. es kommt in directe Berührung mit der Luft und muss deshalb nothgedrungen Wasserdampf abgeben. Wenn dies eintritt, beginnt die Stengelbildung. Diese Thatsachen stützen die Ansicht, dass Transpiration die Ursache der Stengelbildung ist. Einen directen Beweis dafür können wir nicht liefern, denn wir können das Plasmodium, wenn es von flüssigem Wasser umgeben ist, nicht zur Transpiration veranlassen und können ebenso wenig in der Luft seine Transpiration verhindern. Für die Pilze sowohl wie für die höheren Pflanzen ist gezeigt, dass die Transpiration mit zunehmender relativer Feuchtigkeit der Atmosphäre abnimmt und umgekehrt, und man könnte denken, dass zur Verhinderung der Transpiration in der Luft nur die Produktion einer feuchtgesättigten Atmosphäre nöthig ist. Dem ist jedoch nicht so, denn die Pilze sind, vermöge ihrer activen Athmung, im Stande, ihre Körpertemperatur über die der umgebenden Luft hinaus zu erhöhen und können also in einer feuchtgesättigten Atmosphäre transpiriren (vgl. Pfeffer, 21).

Man könnte meinen, die Thatsache, dass Licht in der Luft stärker wirkt als in Wasser, wäre die Ursache der Stengelbildung. Das ist jedoch nicht der Fall, denn D. m. kann einen Stengel im Finstern bilden. Ferner genügt weder die chemische Wirkung der in Nährlösungen enthaltenen Salze noch ihre physikalische Wirkung (osmotischer Druck) zur Begründeng des Ausbleibens der Stengelbildung, da selbst in reinem Wasser kein Stengel gebildet wird. Der Verhinderungsgrund der Stengelbildung in Wasser liegt also in dem flüssigen Wasser selbst, aber nicht durch seinen Aggregatzustand als solchen, sondern wahrscheinlich durch seine Wirkung auf die Transpiration. Es lässt sich die Transpiration als der „Morphogene Reiz“ (Herbst, 20) für die Stengelbildung betrachten.

Einige Pilze bringen nur in der Luft Frucht; andere, wie D. m., bilden in Luft und Wasser verschiedene Fruchtformen. Es gibt zwei Ansichten zur Erklärung dieser Thatsache: a) die ältere von De Bary (19) und Van Tieghem (6), wonach die Menge des verfügbaren Sauerstoffs der ausschlaggebende Factor ist; b) die Ansicht von Klebs, dass die Erklärung in der Luftumhüllung zu suchen ist. Klebs erkennt aber an, dass ausser der Transpiration, die er als wahrscheinlichen Grund der Wirkung der Umhüllung mit Luft ansieht, die folgenden drei Factoren theilnehmen können.

1. Die nach der heute herrschenden Hypothese über die Molekularstruktur der Materie existirende verschiedene Bewegungsart der Flüssigkeit- und Gasmoleküle. Da D. m. seinen Stengel in einer Flüssigkeit, nämlich Oel, bilden kann, so ist dieser in der Theorie existirende Unterschied allein nicht einflussreich genug, um zu erklären, dass es in der Luft einen Stengel bildet, in Wasser aber nicht.

2. Bei Pilzfäden in einer nahrungshaltigen Flüssigkeit kann ein Stoffaustausch zwischen Zellsaft und der umgebenden Flüssigkeit über die ganze Oberfläche der Hyphen hin stattfinden; erhebt sich aber eine Hyphe in die Luft, so wird dieser Austausch auf die Fläche des Querschnitts, da wo sie aus der Flüssigkeit in die Luft übergeht, beschränkt. Der aus diesem Grund resultirende Unterschied in der Zusammensetzung des Zellsaftes nimmt, wie Klebs vermuthet, möglicherweise an der Anreizung der Lufthyphen zur Bildung von Fortpflanzungsorganen theil. Wenn D. m. unter Wasser ein Plasmodium bildet, ist und bleibt das ganze Plasmodium völlig von Flüssigkeit umgeben, auch nachdem das Plasmodium sich zu einer kugelförmigen Masse zusammengezogen hat. Ein auf der Wasseroberfläche gebildetes Plasmodium

ist auch auf seiner ganzen Oberfläche mit einer Wasserschicht bedeckt. Zieht es sich jedoch zusammen, so kommt die äusserste Spitze eines solchen Plasmodiums in direkte Berührung mit der Luft und in diesem Stadium beginnt die Bildung von Stengelzellen. Eine Beobachtung der in diesem Moment eintretenden Veränderungen zeigt, dass der Theil des Plasmodiums, der in directe Berührung mit der Luft getreten ist, ausserordentlich gering ist. Kann nun diese schwache Verringerung der Diffussionsfläche der Grund sein, dass die Amöben sich in Stengelzellen verwandeln? Sicher nicht. Wäre eine Verminderung der von der Flüssigkeit bedeckten Fläche der Grund der Stengelbildung, so würden auch unter Wasser Stengel gebildet werden müssen: denn bei den unter Wasser wachsenden Plasmodien beträgt die durch ihre gelegentlichen Formveränderungen bedingte Oberflächenabnahme sehr oft bedeutend mehr als an den Plasmodien, die sich aus der Flüssigkeit gerade an die Luft erheben. Andererseits kann, wenn ein D. m.-Plasmodium völlig von Wasser umgeben ist, absolut keine Transpiration stattfinden. In dem Augenblick aber, wo das Plasmodium in directe Berührung mit der Luft kommt, muss unbedingt eine Transpiration eintreten und so wird, statt dass man eine schwache Zu- oder Abnahme eines schon vorhandenen Factors hat, etwas völlig Neues eingeführt. Wäre es zu verwundern, wenn D. m., wenn es einem neuen Einfluss ausgesetzt wird, zur Ausübung einer neuen Thätigkeit angereizt würde?

3. In Frage kommt die bei vielen Pilzen in einer Atmosphäre, die nur geringe Transpiration gestattet, stattfindende Wasserausscheidung. D. m. scheidet auch flüssiges Wasser aus und diese Ausscheidung mag vielleicht unter gewissen Umständen als ein zur Stengelbildung veranlassender Factor mitwirken.

Wir wollen nun die Wirkung verschiedener Transpirationsgrade auf die Eigenschaften des Stengels betrachten. Die Culturen wurden stets ins Dunkle gestellt. Wenn man eine Cultur in eine mit feuchtem Löschpapier belegte Schale legt, wird ein sehr langer vielästiger Stengel gebildet. Der längste Stengel, der so erzielt wurde, war 13 mm lang und hatte zwölf Aeste, deren jeder ein Sporangium trug. Wird nun die relative Luftfeuchtigkeit dadurch vergrössert, dadurch, dass man die Cultur in zwei oder drei in einander gesetzte Schalen verbringt, so nehmen die Länge des Stengels und die Zahl der Aeste allmählich ab. Wenn die Luft beinahe feuchtgesättigt ist, erscheint der Stengel auf etwa $^1/_{10}$ mm reducirt und ästelos. Aehnlich, wenn man statt für die Verminderung der Transpiration

Sorge zu tragen, Massregeln zu ihrer Verstärkung ergreift, z. B. indem man den Deckel der Dose während des Plasmodiumsstadiums entfernt und die Culturen verschiedenen Temperaturen aussetzt: mit zunehmender Transpiration nimmt die Länge und der Aestereichthum des Stengels allmählich ab, bis der Stengel nur noch etwa $^1/_{10}$ mm lang und ästelos ist oder überhaupt nicht gebildet wird, sondern das Plasmodium sammelt sich zu einer Kugel und verwandelt seine sämmtlichen Amöben in Sporen. Aus diesen Experimenten schliessen wir, dass es, wie Klebs (5) für *Sporodinia* gezeigt hat, eine optimale, minimale und maximale Luftfeuchtigkeit für die Bildung des Stengels gibt; ferner ist die Werthlosigkeit der Länge des Stengels als einziges Kriterium für den Nährwerth eines Mediums zweifellos.

Wenn man eine D.-Cultur im Plasmodiumstadium in eine ganz feuchtgesättigte Luft hineinbringt, so wird nichtsdestoweniger ein Stengel gebildet. Dies beweist indessen, wie bereits gezeigt ist, nicht, dass Transpiration zur Stengelbildung nicht nöthig wäre. Bei der Optimaltranspiration sind die Stengelzellen sehr gross, zeigen einen sechseckigen Querschnitt und passen in einander ohne intercellulare Räume. Die Zellenwände sind scharf abgegrenzt, und das einzige übrigbleibende Protoplasma ist eine sehr dünne peripherische Schicht. Der übrige Theil des Protoplasmas ist zur Zellenwand verwandelt. Die weniger als $^1/_2$ mm langen Stengel andererseits sind aus Zellen von geringer Ausdehnung zusammengesetzt. Die Zellen haben schlecht abgegrenzte Wände und enthalten eine grosse Menge Protoplasma, das nicht zur Wand umgewandelt ist. Diese kleinen Zellen haben übrigens mit den unter Oel gebildeten grosse Aehnlichkeit.

Wir haben schon Versuche angeführt, die zeigen, dass weder CO_2 noch N oder O die Ursache der Stengelbildung sind. Jetzt liegt uns daran zu betonen, dass keiner dieser drei Factoren irgend welchen Einfluss auf den Charakter des Stengels hat. Es ist also der in einer CO_2- oder N-freien Atmosphäre gebildete Stengel ganz normal; ferner haben weder eine Verringerung des Partierdruckes des Sauerstoffs (der Luftdruck wurde auf 100 mm Quecksilber reducirt) noch eine Verringerung seiner absoluten Menge, innerhalb der in den Versuchen angewandten Grenzen, irgend welchen Einfluss auf den Stengel. Wir sehen also, dass Transpiration im krassen Gegensatz steht zu N, CO_2 oder O. Auf geeigneten Medien ist sogar die Transpiration allein ausschlaggebend dafür, ob ein Stengel 2—2$^1/_2$ mm lang und 1—2 Aeste bildet oder ob er 8—10 mm lang wird und 6—8 Aeste

trägt.[1]) Die Thatsache, dass die Transpiration der einzige dieser vier Factoren ist, der irgend welchen Einfluss auf den Charakter des Stengels hat und dass ihr Einfluss durchaus entscheidend ist, unterstützt die früheren Folgerungen, dass sie die Ursache der Stengelbildung ist. Ferner wissen wir, dass überall, wo ein Stengel gebildet ist, Transpiration möglich ist.

Brefeld (2) sagt, dass D. m. sehr selten Aeste hat und sieht hierin das einzige Charakteristikum, das diese Gattung von *Polyspondylium,* dessen Aeste quirlförmig sind, unterscheidet. Grimm (3) stellt fest, dass der D.-Stengel gewöhnlich mit 1—2 Aesten versehen ist und hält dafür, dass die Verschiedenheit der Verzweigung dieser zwei Organismen nicht genügt, ihre Zugehörigkeit zu verschiedenen Gattungen zu gewährleisten. Meine Versuche zeigen, dass die Verzweigung von D. m. abhängt von der Beschaffenheit des Ernährungsmediums und der relativen Luftfeuchtigkeit. Auf nahrungsarmen Medien, wie auf Agar ohne Zusatz anderer Nährstoffe, ist der Stengel stets kurz, ganz gleichgültig wie gross die relative Luftfeuchtigkeit ist. Auf nahrungsreichen Medien andererseits variirt die Stengellänge von $^1/_{10}$ mm ohne Aeste bis zu 13 mm mit 12 Aesten je nach der relativen Luftfeuchtigkeit. Unter den gleichen Bedingungen ist die Verzweigung des D. m. aber stets dieselbe. So z. B. wenn D. m. in Petri-Schalen auf Maisagar bei einer Temperatur von 18—24° C. gezüchtet wird, ist der Stengel stets 2—$2^1/_2$ mm lang und hat 1—2 Aeste. Unter diesen Bedingungen soll *Polyspondylium* einen etwas längeren mit 3—4 Astquirlen versehenen Stengel bilden. In allen wesentlichen Zügen — Pseudoplasmodium von sehr flüchtiger Existenz, zelliger Sporangiumträger und Scheinsporangium — gleichen sich diese beiden Organismen vollständig, so dass die Verschiedenheit der Verzweigung allein — die, wie wir gesehen haben, so leicht variirbar ist — wohl einen ungenügenden Grund zur Aufstellung einer neuen Gattung abgibt.

Um zu bestimmen, ob die Sporangiumträger hydrotropische Krümmungen ausführen, wurden die folgenden Versuche gemacht. Von D.-Culturen im Plasmodiumstadium wurde der Deckel der Schale entfernt und ein Objectträger quer über die Schale gelegt. Das ist die von Klebs (5. Theil I) in seiner Arbeit über *Sporodinia grandis*

---

1) Dies gilt für gleich grosse Plasmodien und beruht völlig auf der Wirkung der Transpiration auf die Stengelbildung. Ueber den Einfluss der relativen Luftfeuchtigkeit auf die Grösse der Plasmodien siehe später.

angewandte Methode, bei der die Luft direct unter dem Objectträger feuchter gehalten wird als in dem übrigen Theil der Schale. Um Heliotropismus auszuschliessen, wurden die Culturen stets ins Dunkle gestellt. Wenn solche Culturen in eine sehr feuchte Luft verbracht werden, zeigen die Stengel direct unter dem Objectträger eine ausgesprochene Krümmnng nach der trockenen Atmosphäre hin, d. h. sie weisen einen negativen Hydrotropismus auf. Um einen positiven Hydrotropismus nachzuweisen, wurden wie für das vorige Experiment präparirte Schalen in eine trockene Luft gestellt. Die Stengel waren aber zu kurz, um eine deutliche Krümmung zu zeigen. Von den Sporangiumträgern der meisten *Mucoraceen* (Wortmann 10; Errera 11) ist es auch erwiesen, dass sie negativen Hydrotropismus aufweisen, und es unterliegt keinem Zweifel, dass der Zweck dieser Eigenschaft ist, den Sporangiumträger in eine trockene Luft zu bringen, um die Transpiration zu verstärken.

Zwecks Aufrechterhaltung einer niedrigen Temperatur wurden durch Verstreichen mit Vaselin luftdicht gemachte Dosenculturen in Wasser eingetaucht. Wiederholte Versuche, D. m. in solchen luftdicht gemachten Dosen — seien sie in Wasser eingetaucht oder nicht — zu züchten, schlugen fehl: die Amöben gingen stets schon als solche ein und erreichten nie das Plasmodiumstadium. Hier denkt man zunächst daran, dass O-Mangel schuld sei. Um mehr Sauerstoff zu verschaffen, wurde der Rest dieser Versuche in Petri-Schalen unter einer grossen luftdicht gemachten Glasglocke ausgeführt. Die Amöben starben aber wiederum. Um noch mehr Sauerstoff zu geben, wurde die Luft jeden Tag erneuert. Aber selbst dann blieb der Erfolg aus. Eine $^1/_2$—1 mm tiefe Oelschicht wurde über den Agar gegossen, um zu sehen, ob dies die Amöben vor den Wirkungen eines unbekannten Factors beschützen könnte: es war z. B. möglich, wenngleich nicht wahrscheinlich, dass das zur Luftdichtmachung verwendete Vaselin nicht rein war, und dass von ihm abgegebene Gase einen schädlichen Einfluss auf die Amöben ausübten. Aber auch dies führte nicht zum Ziel — die Amöben starben auch hier. Der Hauptpunkt, in dem sich die Luft in einem geschlossenen Raume von gewöhnlicher Luft unterscheidet, ist, dass sie feuchtgesättigt ist; und sobald man $CaCl_2$ unter die Glasglocke brachte, wurden normale Sporangien gebildet. Da $CaCl_2$ nur Wasserdampf absorbirt, ist dies ein Beweis, dass die Schädigung nicht von O-Mangel oder gar von dem Vorhandensein eines Uebermasses von CO_2 oder anderen, von den Amöben oder Bacterien ausgeathmeten Gasen herrührt, sondern dass sie lediglich darauf zurück-

zuführen ist, dass die Luft feuchtgesättigt war. Weitere Experimente bestätigten, dass O-Mangel als Todesursache der Amöben keine Rolle spielt. Selbst wenn man fünf Petri-Schalen unter dieselbe Glasglocke stellte und Vorkehrungen zur Trocknung der Luft traf, wurden Sporangien gebildet, woraus sich ergibt, dass ein Fünftel der in der feuchtgesättigten Atmosphäre vorhandenen O-Menge ausreichte. Ferner wurden bei denselben Massregeln unter einem Luftdruck von 100 mm Quecksilber Früchte gebildet. Das beweist, dass der partielle O-Druck an der Schädigung keinen Antheil hatte. In einer feuchtgesättigten Atmosphäre wurden gelegentlich einige wenige zwergartige Sporangien gebildet; aber in allen Fällen gingen über 90 % der Amöben ein. Bact. fimbr. wächst in der feuchtgesättigten Luft sehr kräftig, und so hätte die Schädigung der Amöben von der grossen Menge Bacterienprodukte herrühren können. Culturen aber, die nach Ablauf der doppelten, für die Sporangienentwickelung unter geeigneten Umständen erforderlichen Zeit in der feuchtgesättigten Luft keine Frucht getragen hatten, trugen Frucht, wenn die Schalen dann in die gewöhnliche Luft des Laboratoriums verbracht wurden.[1]) Die Fruchtbildung auf demselben Medium nach seiner Entfernung aus der feuchtgesättigten Luft beweist, dass die Bacterienprodukte nicht schädlich waren. Die einzige sonst noch mögliche Wirkung einer feuchtgesättigten Luft scheint in der Verhinderung der Transpiration der Amöben zu bestehen. Da jedoch die Amöben und jungen Plasmodien von einer Wasserschicht umgeben sind, können sie überhaupt keinen Wasserdampf ausdünsten. Wiederum ist es unbegreiflich, wie D. m., das in Wasser leben und Plasmodien bilden kann, der Transpiration sollte bedürfen müssen, d. h. wie derselbe Organismus sich demselben Factor gegenüber in zweierlei Art und Weise verhalten kann. Die schädliche Wirkung einer feuchtgesättigten Luft muss also eine indirecte sein. Kulturen in flüssigen Medien ergaben dasselbe Resultat wie auf festen: befanden die Amöben sich in einer solchen Luft, so starben sie als solche, ehe sie das Plasmodiumstadium erreichten; während in demselben Medium befindliche Controlculturen, die in der frischen Luft standen, gut Frucht trugen. Die Periode, während welcher eine feuchtgesättigte Atmosphäre schädlich ist, ist das Amöbenstadium; denn die Sporen keimen in einer solchen Atmosphäre, aber die Amöben sterben, ehe

1) Aus der zur Fruchtbildung nach der Entfernung der Culturen aus der feuchtgesättigten Luft in Anspruch genommenen Zeit folgt es, dass die Sporangien aus ungekeimten Sporen gebildet waren und nicht aus den wenigen Amöben, die wahrscheinlich noch lebten.

sie das Plasmodium erreichen. Wenn D. m. unter einer luftdichten, an einem Orte mit sehr wechselnder Temperatur, z. B. in einem mit einem eisernen Ofen geheizten Raume, aufgestellten Glasglocke gezüchtet wird, so gedeiht es und bildet normale Sporangien. Auf den ersten Blick scheint dies der früher aufgestellten Behauptung zu widersprechen. In Wirklichkeit jedoch besteht kein Widerspruch, weil mit jeder Temperaturerhöhung die Luft ihre Sättigung mit Wasserdampf verliert. Thatsächlich beweist dies Experiment, dass die schädliche Wirkung eines luftdicht verschlossenen Raumes der gewöhnlich darin vorherrschenden feuchtgesättigten Atmosphäre zuzuschreiben ist. Die ganze Frage ist eine physiologische Thatsache, aber ein Räthsel.[1])

Wenn man eine D-Cultur in Flüssigkeit untersucht, sieht man, dass ca. 90 % der Amöben auf der Oberfläche des Wassers leben, und dass nur etwa 10 % auf dem Boden der Schale sind. Ziehen wir ferner in Betracht, dass D. m. stark aërobisch ist, so wird es wahrscheinlich, dass die Nothwendigkeit einer nicht feuchtgesättigten Atmosphäre *in der fortgesetzten Verdunstung der die Amöben bedeckenden Wasserschicht beruht, und dass die Amöben dadurch ständig mit O enthaltendem Wasser versorgt werden.* Um diese Ansicht zu prüfen, wurde folgendes Experiment ausgeführt. Eine D-Cultur wurde unter eine luftdicht verschlossene Glasglocke gestellt. Durch den Pfropfen der Glocke führten zwei Glasröhren, von denen die eine mit einer Pumpe und die andere mit drei wassergefüllten Drechselflaschen von ca. 20 cm Höhe verbunden war. Die durch die Pumpe zugeführte Luft musste durch die Drechselflaschen hindurchsprudeln. Auf diesem Wege wurde ein ununterbrochener Strom feuchtgesättigter Luft über die Cultur hingeführt. Unter diesen Umständen gedieh D. m. gut und trug Frucht. Sowohl bei Culturen nach gewöhnlicher Art als auch bei Anwendung der Wasserflaschen lässt sich ein absolut dampfgesättigter Raum nicht herstellen. Den Unterschied, der im Resultat der beiden Versuchsreihen sich ergab, wird man, nach meiner Ansicht, darauf zurückführen müssen, dass bei Anwendung der Drechselflaschen die *strömende* wasserdampfreiche Luft immer noch ein Minimum von Wasserdampfausdünstung gestattete, während in Dosen mit *ruhendem* Luftgehalt jegliche Ausdünstung ausgeschlossen bleiben musste. Dieser Versuch beweist, dass die schädliche Wirkung einer feuchtgesättigten

1) D. m. ist der einzige mir bekannte niedrige Organismus, der nicht in einer feuchtgesättigten Atmosphäre leben kann; für das vegetative Stadium ziehen ja die meisten niedrigen Organismen eine sehr feuchte Luft vor.

Atmosphäre in der Verhinderung der Ausdünstung von Wasserdampf liegt; denn wäre eine solche Atmosphäre aus irgend einem anderen Grunde schädlich, so war diese Luft so gesättigt, dass sie es gezeigt hätte. Gegen die Thatsache, dass wir bei diesem Experiment frischen Sauerstoff einführen, kann kaum Einspruch erhoben werden, denn wir haben vorher gezeigt, dass die schädliche Wirkung eines luftdicht verschlossenen Raumes völlig darauf beruht, dass sie mit Wasserdampf gesättigt ist.

Die Betrachtung der Nahrung von D. m. verleiht der oben angegebenen Ansicht (siehe pag. 321) Nachdruck, denn wir haben gezeigt, dass D. m. sich von Bacterien nährt und es ist bekannt, dass eine eiweissreiche Nahrung grosse Mengen Sauerstoff erfordert: so ist der Respirationscoefficient $\left(\frac{CO_2 \text{ ausgeathmet}}{O \text{ eingeathmet}}\right)$ von pflanzenfressenden Thieren etwa 1, der von fleischfressenden dagegen nur etwa $^3/_4$. Wenn wir diese Ansicht als die richtige Erklärung annehmen, müssen wir den Schluss ziehen, dass in flüssigen Culturen alle Amöben auf der Oberfläche der Flüssigkeit gelebt haben müssen, und dass die wenigen auf dem Boden der Schale gebildeten Plasmodien aus untergesunkenen Amöben gebildet sind. Sicher verursacht die Circulation von Wasserdampf auch eine Circulation aller anderen Gase; aber wie dies D. m. Vortheil bringen könnte, ist nicht zu ersehen.

Wir wollen hier noch die Frage, wie die Amöben an die Oberfläche von Flüssigkeiten gelangen, erörtern. Da D. m. keine Flagellen hat, kann es nicht frei schwimmen; es muss also entweder an der Wand der Schale emporkriechen oder seine Dichtigkeit verändern können. Aus gewöhnlichen flüssigen Culturen kann man nicht mit Sicherheit darüber entscheiden, denn sogar in ganz jungen Culturen ist bei gewöhnlicher Aussaatmethode die Oberfläche nicht ganz amöbenfrei zu bekommen. Um alle Sporen auf dem Boden der Schale zu fixiren, wurden sie in Gelatine gesät und diese wurde in einer dünnen Schicht auf den Boden zweiter breiter Schalen ausgegossen, wo sie erstarren musste. Ferner wurde, um die Amöben am Hinaufkriechen zu verhindern, die Innenwand der einen Schale mit Vaseline bestrichen. Dann wurde Maisextract in die Schalen gegossen. Die Amöben gelangten in beiden Schalen an die Oberfläche, und erschienen in beiden Fällen zunächst am Rande. Daraus schliessen wir, dass sie an der Wand hinaufkriechen. Vaselin vermag ihre Bewegungen nur zu verzögern, da sie die Oberfläche der bestrichenen Culturen erst nach Ablauf von drei Tagen, anstatt 48 Stunden, erreichten.

Das Hinaufkriechen an die Oberfläche ist zweifellos eine aërotropische Bewegung. Hatten die Amöben einmal die Oberfläche erreicht, so genügte ihr breiter flacher Körper im Verein mit der Oberflächenspannung der Flüssigkeit völlig, sie zu tragen. Das Plasmodium konnte sich ebenfalls mit den von der Oberflächenspannung unterstützten, weit ausgebreiteten Armen oben halten. Die Luftfrucht wird durch einen weiten kreisförmigen Fuss am unteren Ende des Sporangiumträgers aufrecht gehalten. Plasmodien bilden sich auf der Oberfläche der Flüssigkeit und auf dem Boden der Schalen, aber nicht dazwischen. Diejenigen, die sich auf der Oberfläche bilden, tragen in der Luft Frucht, und diejenigen, die sich auf dem Boden der Schale bilden, bleiben dort und werden unter dem Wasser zu Sporen umgewandelt. Dass die Plasmodien nicht die Fähigkeit besitzen, sich durch eine Flüssigkeit zu erheben, wurde dadurch bewiesen, dass über Agarkulturen im Plasmodiumstadium Wasser gegossen wurde: die so unter Wasser gesetzten Plasmodien bildeten unter Wasser Sporen und erhoben sich nie an der Oberfläche. *Brefeld* (1) spricht davon, dass das Plasmodium sich durch die Nährlösung hindurch erhebt; aber ich war, wie gesagt, nicht im Stande, dies zu bestätigen.

Um zu prüfen, *ob die Amöben durch feste Medien kriechen können*, wurden die Sporen in einem Tropfen Agar auf ein Deckglas gesät, und nachdem der Tropfen fest geworden war, wurde eine dünne Schicht flüssigen Agars darüber gegossen, die dann ebenfalls fest wurde. Eine mikroskopische Beobachtung zeigte, dass Amöben, wenn sie der Oberfläche sehr nahe sind, durch eine dünne Schicht der festen Masse kriechen und zur Fruchtbildung an die Oberfläche gelangen können. Befinden sie sich jedoch tiefer in dem Agar, so bilden sich die Plasmodien in der festen Masse und sämmtliche Amöben werden in Sporen umgewandelt. Wenn die Sporen noch tiefer liegen, keimen sie überhaupt nicht.

Es wurde gefunden, dass *die relative Luftfeuchtigkeit einen grossen Einfluss auf die Grösse der Plasmodien ausübt*. Die Plasmodien erreichen ihre Maximalgrösse in Culturen, die im Dunkeln stehen und in eine andere mit feuchtem Löschpapier ausgelegte Schale gestellt werden. Unter solchen Verhältnissen beträgt die Länge der Plasmodienarme (Radien) etwa 10 mm. Wird die hier festgehaltene Luftfeuchtigkeit vergrössert oder verringert, so nimmt die Grösse der Plasmodien ab. So waren in Culturen, die ebenfalls ins Dunkle, aber nicht in eine andere Schale hineingestellt wurden, und bei denen der Dosendeckel einen Tag nach der Aussaat fort-

genommen wurde, die Plasmodienarme nur 3 mm lang, d. h. die von diesen Plasmodien bedeckte Fläche ist nur den zehnten Theil so gross wie beim vorigen Experiment. Aehnlicherweise in dem Maasse, wie sich der Wassergehalt der völligen Sättigung nähert, nimmt die Grösse der Plasmodien allmählich ab. Es ist leicht zu verstehen, dass eine feuchte Luft dadurch, dass sie die Oberfläche des Agars feucht erhielt, die Bewegung der Amöben fördern und so die Bildung grosser Plasmodien begünstigen konnte. Man sieht aber zunächst nicht ein, weshalb der Luftfeuchtigkeit eine Grenze gesetzt sein sollte, denn man sollte erwarten, dass die Fortbewegung der Amöben leichter würde, wenn die Oberfläche des Agars feuchter wird. Wenn die früher zur Erklärung des Sterbens der Amöben in einer feuchtgesättigten Luft vorgeschlagene Ansicht (siehe pag. 321) richtig ist, so folgt daraus, dass bei steigendem H_2O-Gehalt und daher herabgesetzter Verdampfung die Amöben mit weniger Sauerstoff versorgt sind, und dass daher ihre Lebenskraft reducirt ist. Eine Betrachtung dieser beiden Factoren, der Leichtigkeit, mit der die Amöben Sauerstoff erhalten, und der Feuchtigkeit des Substrats, erklärt zur Genüge, weshalb es eine bestimmte relative Luftfeuchtigkeit gibt, bei welcher die grössten Plasmodien gebildet werden: unter diesen Verhältnissen ist eine ausreichende Transpiration vorhanden, um genug Sauerstoff zur Aufrechterhaltung der Lebenskraft der Amöben zu liefern, und gleichzeitig ist die Oberfläche des Agars feucht genug, um eine freie Fortbewegung zu gestatten.

Zwei Factoren, die Grösse der Plasmodien und die relative Luftfeuchtigkeit während der Zeit der Stengelbildung, sind von Wichtigkeit für die Bestimmung der Länge des Stengels. So ist die Maximallänge der Sporangienträger, nämlich 13 mm, nur auf Culturen zu erreichen, die von der Aussaat an in einer Atmosphäre erhalten werden, deren relative Feuchtigkeit ungefähr dieselbe ist wie die, bei der die grössten Plasmodien gebildet werden. Dieses Beispiel zeigt 1. den Einfluss der Grösse des Plasmodiums auf die Länge des Stengels; 2. dass die Optimalfeuchtigkeit der Plasmodiumbildung ungefähr dieselbe ist wie die der Stengelbildung. Andererseits, wenn man Culturen mit Riesenplasmodien beim Beginn der Zusammenziehung der Arme in eine trockene Atmosphäre versetzt, werden verhältnissmässig kurze Stengel gebildet.

Wenn man ein Plasmodium, das sich gerade auf dem Boden der Schale zu einer Kugel zusammengezogen hat, aus der Flüssigkeit entfernt und in eine trockene Schale verbringt, streckt es einen Stengel empor und bildet normale Frucht. Dies zeigt, dass das in den Amöben

enthaltene Wasser, wenn die Züchtung unter geeigneten Umständen vorgenommen ist, genügt, um sie zur Bildung von Stengelzellen zu befähigen. Die folgenden Experimente, bei denen Salze mit einer hohen Wasseranziehungskraft benutzt wurden, zeigen die Wirkung der gehemmten Wasserabsorption auf die Amöben. Von Agar (1 %) wurden 20 ccm mit vier vorher bei 100° C. getrockneten Maiskörnern in eine Petri-Schale gelegt. Dazu wurde KNO_3 in verschiedenen Mengen, bis zu 10 %, zugesetzt. Dann wurde der Agar sterilisirt. Auf dem 5 % KNO_3 enthaltenden Agar findet bis zum siebten Tage keine Keimung statt, und nachher nehmen die Amöben eine sphärische, cylindrische oder perlschnurförmige Gestalt an. Die charakteristisch länglich-schmale Form, welche die Amöben gewöhnlich vor der Plasmodienbildung annehmen, fehlt hier, und die Amöben behalten durchaus ihre eigenthümliche Form. Es werden keine typischen langarmigen Plasmodien gebildet: die Amöben schieben sich einfach zu Haufen zusammen, die sich zusammenziehen, bis sie dichte sphärische Massen bilden, und senden dann einen Stengel empor. Die Bildung des Stengels, dessen Zellen sehr klein bleiben, ist sehr verzögert und scheint mit grossen Schwierigkeiten verknüpft zu sein; oft ist das Resultat, dass er während der Bildung zusammenfällt, worauf die Amöben wieder zusammenkriechen und die Bildung eines neuen Stengels versuchen, wobei sie mitunter Erfolg haben und dann an der Spitze des zweiten Stengels Sporen bilden. Bei dieser Concentration erfordert die Fruchtbildung 14—16 Tage. Die Stengel, die völlig ausgebildet werden, sind nur $^1/_4$—$^3/_4$ mm lang. Auf dem 5,5 % KNO_3 enthaltenden Agar sammelt sich das Plasmodium zu einer Kugel und bildet Sporen, ohne einen Stengel zu entwickeln. Auf 6 % KNO_3 enthaltendem Agar liegen die Sporen 14 Tage ehe sie keimen, und die Amöben sterben nach 10—14 Tagen, ohne Frucht zu tragen. Bei stärkeren Concentrationen findet keine Keimung statt. Concentrationen bis zu 1 % KNO_3 haben keine schädliche Wirkung; aber von da an aufwärts werden die Lebensprocesse verzögert und der Stengel wird immer kürzer, je mehr die Concentration zunimmt. Die vorstehenden Experimente wurden mit flüssigen Medien wiederholt. Es wurden Lösungen von KNO_3 in verschiedenen Stärken von 0,1 bis 5 % vorbereitet, und zu 20 ccm einer jeden vier, vorher bei 100° C. getrocknete Maiskörner in eine Schale verbracht. Dann wurden die Lösungen sterilisirt. In Concentrationen bis zu 0,5 % KNO_3 trägt D. m. auf der Oberfläche normale Frucht. In stärkeren Concentrationen haben die Amöben knotenförmige oder cylindrische Gestalt,

aber sie bringen es trotzdem fertig, sich auf der Oberfläche zu halten. Plasmodien mit langen weiten Armen wurden jedoch nicht gebildet: die Amöben vereinigen sich zu Haufen, die sich zusammenziehen und endlich untersinken. Während also die Oberflächenspannung der Flüssigkeit ausreicht, um die einzelnen Amöben jede für sich zu tragen, sind die Produkte dieser Vereinigung so dicht, dass sie sinken. D. m. trägt in dieser Art auf dem Boden der Schale Frucht in Lösungen, die von etwas mehr als 0,5 % bis zu 3,5 % KNO_3 enthalten. Eine Concentration, bei der Keimung stattfindet, Fruchtbildung aber ausgeschlossen ist, wurde nicht gefunden. Eine Concentration von etwas mehr als 0,5 % KNO_3 reicht an und für sich nicht zur Verhinderung der Stengelbildung aus; denn wenn nach dem Untersinken der Plasmodien genug Flüssigkeit entfernt ist, so dass die Oberfläche der Fruchtanlage der Luft ausgesetzt ist, streckt die Anlage einen Stengel empor, obgleich sie zu drei Vierteln in die Lösung eingetaucht ist. Dasselbe tritt auch bei einer Lösung mit 1,5 % KNO_3 ein; daher beruht die Thätigkeit von Lösungen dieser Concentrationen bei der Verhinderung der Stengelbildung darin, dass sie die Fruchtanlage veranlassen, so dicht zu werden, dass sie in die Flüssigkeit sinkt und so die Transpiration verhindert. Einen weiteren Beweis hierfür fand ich darin, dass bei Anwendung einer dickflüssigen Lösung mit 1,5 % KNO_3, wie sie durch Anwendung einer grösseren Anzahl Maiskörner und wiederholte Sterilisirung hergestellt werden kann, die Fruchtanlage nicht untersinkt, sondern auf der Oberfläche bleibt und Stengel und Sporangien in der Luft bildet. Nach Analogie der auf Agar erzielten Resultate ist es jedoch wahrscheinlich, dass in einer bestimmten Concentration auch in flüssigen Medien die Fruchtanlage wegen zu geringen Wassergehaltes der Amöben, selbst in directer Berührung mit der Luft, unfähig sein würde, einen Stengel zu bilden. In Flüssigkeiten wie auf Agar war eine Verstärkung der Concentration von einer entsprechenden Verzögerung der Lebensprocesse begleitet; so machten Sporen in der 3 % KNO_3 enthaltenden Lösung in 14 Tagen keine grösseren Fortschritte als Sporen in 0,1 % KNO_3 in 36 Stunden. Es ist bemerkenswerth, dass das Wachsthum von D. m., während es in Flüssigkeiten bei 3,5 % KNO_3 (mit vier Maiskörnern auf 20 ccm) aufhört, auf Agar (ebenfalls mit vier Maiskörnern auf 20 ccm) bis zu 5,5—6 % KNO_3 stattfindet. Folgendes sind die wahrscheinlichen Gründe, weshalb D. m. auf Agar einer grösseren Concentration widerstehen kann als in Flüssigkeiten: 1. Die Amöben sind kräftiger, wenn sie auf festen Medien in directer Berührung mit

der Luft wachsen. 2. Das auf der Oberfläche des Agars ausgeschiedene Wasser ist vielleicht von geringerer Concentration als das Nährmedium selbst. Man kann nicht behaupten, dass auf Agar die Amöben mit nur geringerer Oberfläche der Wirkung des osmotischen Druckes ausgesetzt sind, weil selbst auf festen Medien die Amöben in eine Wasserschicht eingehüllt sind.

Um zu prüfen, ob ausgetrocknete Sporen keimfähig sind, wurden Wassertropfen, die Sporen enthielten, auf Deckgläser gelegt und dann musste das Wasser verdunsten. Die Sporen wurden später durch Zusatz eines Tropfens Maisextract befeuchtet. Die Experimente zeigten, dass die Sporen keimfähig sind, nachdem sie ausgetrocknet sind, vorausgesetzt, dass die Austrocknung nicht länger als 10—12 Tage anhält. Die Versuche wurden oft wiederholt, da Brefeld bei ähnlichen Experimenten fand, dass die Sporen noch nach 5—6 Wochen anhaltender Austrocknung keimfähig waren. In dem Hauptpunkt nämlich, dass die Sporen der Trockenheit widerstehen können, stimmen wir überein, und auch darin, dass die Zeit, während der sie der Trockenheit Widerstand leisten können, relativ kurz ist. In welcher Jahreszeit Brefeld's Experimente gemacht wurden, ist nicht gesagt. Die meinigen wurden im Juli ausgeführt und wenn die Brefeld'schen im Winter vorgenommen sein sollten, könnte die feuchtere Luft die Sporen befähigt haben, auf eine längere Zeit Widerstand zu leisten. Aber kaum sollte man erwarten, dass das einen solchen Unterschied wie zwischen 12 und 40 Tagen veranlassen könnte. Ist dies nicht die richtige Erklärung, so muss man sich nothgedrungen zu der Annahme entschliessen, dass es zwei verschiedene Arten von D. m. gibt, die, obschon morphologisch gleich, physiologisch verschieden sind. Wenn die Sporen feucht erhalten werden, behalten sie ihre Keimfähigkeit wenigstens fünf Monate. D. m. hat weder Mikro- noch Polycysten, so dass die Sporen seine einzigen Organe sind, die der Trockenheit Widerstand leisten können (s. später).

III. Einfluss anderer äusserer Umstände: Temperatur, Licht und Reaction des Mediums.

a) Temperatur.

Eine Bestimmung der Cardinaltemperaturen für D. m. zeigte, dass das Maximum 27 ° C., das Minimum zwischen 0 ° und 7 ° C., und das Optimum etwa 23—25 ° C. ist. Eine starke Verzögerung des Wachsthums ist bemerkbar, wenn die Temperatur bedeutend unter

dem Optimum liegt, wie bei 11 ^{0} C., wo der Lebenskreislauf sieben Tage in Anspruch nimmt und bei 7 ^{0} C., wo zur Fruchtentwickelung 15—18 Tage nöthig sind. Wenn bei der Optimaltemperatur annähernd die gleiche Anzahl Sporen auf das gleiche Medium gesät wird, werden in 3—4 Tagen Sporangien gebildet. Nach Klebs' Grundsätze des Verhältnisses von Wachsthum und Fortpflanzung (5, Theil III) soll es zwei Temperaturen geben, eine dem Maximum und eine dem Minimum nahe stehende, bei denen Wachsthum stattfinden kann, Sporenbildung aber ausgeschlossen ist. Diese in der Theorie existirenden Temperaturen waren, wie bei der sehr einfachen Frucht des D. m. zu erwarten war, jedoch nicht nachweisbar.

Die Maximaltemperatur, der die Sporen Widerstand leisten können, wenn sie feucht erhalten werden, wurde geprüft, indem sie auf Agar gesät und dann verschiedenen Temperaturen ausgesetzt wurden. Es zeigte sich, dass die eigentliche Temperatur, der zu widerstehen die Sporen fähig sind, von der Dauer, für die sie dieser Temperatur ausgesetzt sind, abhängt: so können D.-Sporen 49 ^{0} C. nicht länger als vier Stunden aushalten; 42 ^{0} C. dagegen zwei Tage. Obgleich die Sporen bei 0—1 ^{0} C. nach Ablauf einer Woche nicht gekeimt haben, sind sie doch nicht getödtet.

b) Licht.

Licht gehört nicht zu den für das Wachsthum von D. m. nothwendigen Bedingungen, denn D. m. wächst genau so gut im Dunkeln wie in diffusem Tageslicht. Werden die Culturen direct den Sonnenstrahlen ausgesetzt, so wird D. m. und auch Bact. fimbr. getödtet. Andere Versuche wurden derartig angestellt, dass die durch die Sonnenstrahlen bedingte Erwärmung ausgeschlossen wurde. Diese Culturen wurden fünf Tage lang der Sommersonne ausgesetzt. Unter diesen Umständen gedieh D. m. und bildete normale Sporangien und Bact. fimbriatum wuchs ganz normal. Auch war keine hemmende Wirkung des Lichtes auf das Wachsthum bemerkbar.

Der folgende einfache Versuch zeigt, dass die schädliche Wirkung der Sonnenstrahlen auf das Ruhestadium beider Organismen völlig der dadurch bedingten Erwärmung zuzuschreiben ist. D-Sporen und Bact. fimbr. wurden in Wasser in Reagenzgläsern geschüttelt. Eines von diesen (Glas A) wurde dann ins directe Sonnenlicht gestellt, ohne dass Vorkehrungen getroffen wurden, die Temperatur am Steigen zu verhindern. Das andere (Glas B) wurde ebenfalls ins directe Sonnenlicht gestellt, aber etwa 20—30 mm tief in ein Gefäss mit, durch fort-

gesetzte Erneuerung, kühl gehaltenem Wasser getaucht. Als sie vier Tage gestanden hatten — etwa 36 Stunden einer Julisonne ausgesetzt —, wurde das in den Reagenzgläsern befindliche Wasser über Agar gegossen. Glas A zeigte sich völlig steril; Glas B dagegen ergab ein durchaus normales Wachsthum von Bact. fimbr. und auch von D. m. Bact. fimbr. gehört also zu den wenigen Bacterienarten, die durch Licht nicht geschädigt werden — abgesehen natürlich von der Wärmewirkung. Eine Studie von Flügge (8, pag. 441) zeigt, dass die meisten Bacterien durch Licht geschädigt werden; einige sind sogar sehr empfindlich dagegen. Einige wenige andererseits, wie z. B. Engelmann's *Bacterium photometricum* und ein Coccus, den Schenk aus Fäces isolirte, werden vom Licht begünstigt. Der Fall von D. m. ist nicht so auffällig; so fand Klebs bei seinen Untersuchungen über *Sporodinia* (5, Theil I) und *Saprolegnia* (5, Theil II), dass, wenn die Culturen kühl gehalten werden, die directe Sonne keinen schädlichen Einfluss ausübt. Ferner hat (nach Flügge) Gaillard gezeigt, dass Licht das Wachsthum mehrerer Pilze begünstigt.

Stark diffusses Licht hemmt das Wachsthum der Sporangiumträger und verursacht eine Verringerung ihrer Aestezahl. So sind die in stark diffusem Tageslicht erzielbaren maximalgrossen Sporangiumträger 6 mm lang und haben 3—4 Aeste, während im Dunkeln 13 mm lange Sporangiumträger mit 12 Aesten gebildet werden können. Ausserdem kommt noch die Wirkung des Lichtes auf die Transpiration in Frage. Dieses kann die Länge der Stengel entweder vergrössern oder verringern, je nachdem es die Transpiration dem für die Stengelbildung geltenden Optimum nähert oder sie weiter von ihm entfernt. Dass Licht die Transpiration fördert, wird dadurch gezeigt, dass caeteris paribus in fast ganz feuchtgesättigter Atmosphäre, bei diffusem Tageslicht längere Stengel gebildet werden als im Dunkeln. Wenn wir uns daran erinnern, dass es eine gewisse Transpiration gibt, bei der die maximal grossen Sporangiumträger gebildet werden, so können wir mit Recht den Schluss ziehen, dass in einer fast gesättigten Atmosphäre die Stengel im Licht länger sind, weil die Transpiration dem Optimum näher gebracht, d. h. erhöht ist, und dass in einer Atmosphäre, in der die Optimaltranspiration eintritt, die Stengel kürzer sind, weil Licht hemmend auf ihr Wachsthum wirkt. Bonnier und Manguin (12) haben gezeigt, dass diffuses Licht die Transpiration der Pilzhyphen verstärkt, und Vines (13) für *Phycomyces,* Stameroff (14) für *Mucor mucedo* haben nachgewiesen, dass Licht das Wachsthum der Sporangiumträger einschränkt. Beide Wirkungsarten des

Lichtes auf den Stengel des D. m. sind also auch für andere Pilze bekannt.

Wenn D.-Culturen in schwaches Licht gestellt und nur von einer Seite beleuchtet werden, tritt deutlicher positiver Heliotropismus der Stengel zu Tage. Grosse Sorgfalt muss jedoch darauf verwendet werden, eine Atmosphäre einheitlich feuchtgesättigt zu erhalten, da der Stengel viel empfindlicher ist für Hydrotropismus als für Heliotropismus. Dies und die kürzeren Stengel sind wahrscheinlich die Gründe, weshalb in starkem Licht keine heliotropische Wirkung, weder positiv noch negativ, nachweisbar ist. Hydrotropismus mag auch der Grund sein, weshalb Versuche, Geotropismus des Stengels nachzuweisen, fehlschlugen. So wachsen auf normalen Agarculturen die Stengel vertical in die Höhe, und wenn die Agarplatten umgedreht werden, wachsen die Stengel vertical nach unten. Wird ferner D. m. auf Pferdeäpfeln gezüchtet, so wachsen die Stengel radial sowohl aus dem oberen Theil wie aus den Seiten des Mistes heraus. Die Stengel wachsen also in jedem Falle rechtwinklig zu dem Substrat, d. h. direct von der feuchten Oberfläche hinweg, gerade als ob sie der negative Hydrotropismus allein leitete.

c) Reaction des Mediums.

Die Wirkung dieses Factors wurde festgestellt durch Züchtung in flüssigen Medien. Als Typus von Alkali wurde Na_2CO_3 benutzt. In 0,1—0,2 % Na_2CO_3 enthaltenden Lösungen erreichte D. m. seine Optimalentwickelung; es wächst hier besser als in neutralen Lösungen. Bei 0,5 % Na_2CO_3 ist eine deutliche Verzögerung des Wachsthums bemerkbar, und diese nimmt mit dem Alkaligehalt zu, bis in 0,8 % Na_2CO_3 enthaltenden Lösungen kein Wachsthum mehr stattfindet. Von Weinsäure ist 0,2 % das Maximum, von Phosphorsäure (H_3PO_4) dagegen 0,01 %.

Diese Resultate stimmen mit denen Nadson's überein, der fand, dass D. m. eine schwache alkalische Reaction bevorzugt, sich aber auch in säurehaltigen Medien entwickeln kann. D. m. ist also einer der wenigen Pilze, die Alcalescenz bevorzugen. Sein Erscheinen in der Natur auf Pferdemist und seine Verbindung mit Bacterien lassen dies erwarten, wenn man bedenkt, dass die meisten Bacterien aus stickstoffhaltigen Substanzen Ammoniak oder ammoniakartige Substanzen bilden. Auffällig ist es aber, dass D. m. verhältnissmässig stark alkalische Medien verträgt.

IV. Recapitulation und allgemeine Betrachtungen.

Recapitulation: Die Lebensgeschichte von D. m. sammt den wichtigen Zügen, durch die es sich von anderen Myxomyceten unter-

scheidet, wurde in der Einleitung gegeben. Für die Keimung der Sporen sind Sauerstoff, Phosphat, organische Substanzen und Wasser nothwendig. Die Amöben sind stark aërobisch. Eine bacterienfreie Cultur von D. m. liess sich nicht erzielen und es wurde gezeigt, dass Bacterien zu seiner Ernährung nöthig sind. D. m. wurde mit Reinculturen von vier verschiedenen Bacterienarten combinirt: D. m. + Bact. fimbr., D. m. + *Bac. megatherium*, D. m. + *Bac. subtilis*, D. m. + *Bac. fluor. liq.* D. m. kann sich nicht von den Stoffwechselprodukten dieser Bacterien ernähren, sondern erhält seine Nahrung von den Bacterien selbst. Wenn D. m. in Bacteriencolonien wächst, werden diese gewöhnlich durchsichtig; ihre Färbung zeigt, dass die Bacterien verdaut sind und dass alles, was übrig bleibt, Bacterienreste — unverdaute Ueberbleibsel — und einige wenige Involutionsformen sind. Die Bacterienverdauung ist der Process, durch den D. m. sich nährt. Um Bacterien ausserhalb seines Körpers zu verdauen, müsste es zu diesem Zwecke ein Enzym absondern. Lebende Bacterien hat D. m. nicht unbedingt nöthig. Es kann auch todte Bacterien verdauen: seine Fähigkeit dazu hängt aber von dem zur Tödtung der Bacterien verwendeten Agens und der specifischen Bacterienart ab. Das Wachsthum von D. m. mit irgend einer Bacterienart hängt von dem angewendeten Ernährungsmedium ab. Obgleich D. m. nur mit vier Bacterienarten gezüchtet wurde, kann es zweifellos mit vielen anderen Arten wachsen, vorausgesetzt, dass geeignete Medien benutzt werden. D. m. kann entweder auf festen oder in flüssigen Medien gezüchtet werden, wächst aber im Allgemeinen auf festen besser. Ueppig wächst es z. B. in Maisextract oder auf Agar, der aus Mais hergestellt ist oder verschiedene künstliche N- und C-Verbindungen, wie NH_4NO_3, Maltose etc., enthält. Es bevorzugt schwache Alcalescenz, kann aber auch auf säurehaltigen Medien wachsen. Als Maximalalcalescenz, die es aushalten kann, ergab sich 0,8 % Na_2CO_3; als Maximalacidität 0,02 % Weinsäure oder 0,01 % Phosphorsäure. Die Optimalreaction liefert 0,1—0,2 % Na_2CO_3. Die Frucht des D. m. tritt in zwei Modificationen auf: eine in Wasser, eine in der Luft. Der Hauptunterschied zwischen diesen beiden ist, dass die Luftfrucht einen Stengel hat, während die in Wasser gebildete nur aus einer Sporenkugel besteht. Mit anderen Worten: Sporen werden in Luft und auch in Wasser gebildet; Stengel andererseits nicht in Wasser. Dabei ist es nicht der flüssige Aggregatzustand, der als Hemmungsgrund in Frage kommt, sondern anscheinend die durch Gegenwart des Wassers verhinderte, für Stengelbildung unent-

behrliche Transpiration. Obgleich die Amöben in eine Wasserschicht eingehüllt sind, können sie in einer feuchtgesättigten Luft nicht leben. In flüssigen Culturen leben die Amöben auf der Oberfläche. Der Stengel ist negativ hydrotropisch und positiv heliotropisch. Es gibt für die Stengelbildung eine Optimal-, Maximal- und Minimal-Transpiration. Wird die Temperatur niedrig erhalten, so hat Licht keinen schädlichen Einfluss auf D. m. Diffuses Licht hat auf den Stengel einen zweifachen Einfluss: es verzögert sein Wachsthum und verstärkt seine Transpiration. Die die Länge des Stengels hauptsächlich bestimmenden Factoren sind die Grösse des Plasmodiums und die Luftfeuchtigkeit. Es gibt ein Optimum Luftfeuchtigkeit, bei dem die maximalgrossen Plasmodien gebildet werden. Die Sporen haben folgenden Grad der Widerstandsfähigkeit: Das Maximum der Zeit, während welcher sie von der Luft ausgetrocknet werden können, ohne ihre Keimfähigkeit zu verlieren, beträgt 10—12 Tage; sie behalten ihre Keimfähigkeit, wenn sie einer feuchten Temperatur von 49° C. ausgesetzt werden, mindestens 1 Stunde. Die Cardinaltemperaturen für das Wachsthum sind: Maximum 27° C., Optimum 23—25° C., Minimum 0—7° C. D. m. bildet keine Cysten (s. später).

Klebs (5, Theil III) unterscheidet, je nachdem die Fruchtbildung in Luft oder in Flüssigkeit stattfindet, die folgenden Classen von Pilzen:

1. Fruchtbildung nur in Flüssigkeit, z. B. *Saprolegnia, Bacterien.*

2. Fruchtbildung nur in Luft, z. B. *Sporodinia, Eurotium repens.*

3. Eine Fruchtart wird nur in der Luft, eine andere nur in Flüssigkeit gebildet, z. B. einige *Ascomyceten* und *Basidiomyceten:* die Conidien werden nur in Flüssigkeit gebildet und die differenzirtere Fruchtform nur in der Luft.

4. Dieselbe Fruchtart kann sowohl in Flüssigkeit als in der Luft gebildet werden. In diesem Falle kann die ganze Frucht in Flüssigkeit und in der Luft gleich sein; die Luftsporen können verschieden von den in Flüssigkeit gebildeten sein; oder die Sporen selbst sind, ob in Luft oder Flüssigkeit gebildet, die gleichen, aber der übrige Theil der Frucht ist verschieden.

Wenn man diese Eintheilung annimmt, gehört D. m. zu der letzten Abtheilung der 4. Klasse, denn ein Vergleich seiner in Luft und Wasser gebildeten Früchte zeigt, dass die Sporen selbst in beiden Fällen gleich, im übrigen aber die Früchte verschieden sind. Die in Luft ist stärker differenzirt, da sie aus einem Stengel und Sporen besteht, während in Wasser der Stengel fehlt. Ferner sind die

Luftsporen von einer dünnen Schicht einer mit Gentianaviolett färbbaren Substanz umgeben, die, wenn sie mit Wasser in Berührung kommt, plötzlich anschwillt und so die schnelle Verbreitung der Sporen ermöglicht. Es sind bereits vier ähnliche Fälle beschrieben: *Nectria cinnabarina, Volutella ciliata* von Werner (15), *Didymium difforme* von Marshall Ward (16) und *Didymium effusum* von Klebs (5, Theil III). Der Unterschied in dem Grade der Differenzirung tritt am stärksten bei Didymium effusum hervor: die Luftfrucht hat einen Stengel, eine Inkrustirung von Kalk und ein gut entwickeltes Capillitium; die in Flüssigkeit gebildete besteht nur aus Sporen mit schwachen Resten eines Capillitiums.

Für viele der Thallophyten haben Klebs (5, Theil III) und seine Schüler gezeigt, dass Nahrungsmangel den ersten Anstoss zur Fortpflanzung gibt und ich machte einen Versuch, dasselbe für D. m. zu zeigen. Dazu braucht nur bewiesen zu werden, dass keine Fortpflanzung stattfindet, so lange hinreichend Nahrung vorhanden ist. Wenn D. m. in Maisextract gesät wird und man dafür sorgt, dass die Flüssigkeit höchstens 10 mm tief steht, wächst es gut und die Oberfläche ist am dritten Tage mit Amöben bedeckt. Wenn einige dieser Amöben entfernt und in frischen Maisextract verbracht werden, wachsen sie und theilen sich und die Oberfläche dieser Lösung wird im Laufe von 2—3 Tagen mit Amöben bedeckt. Wenn dieser Process der Neusaat jeden zweiten oder dritten Tag wiederholt wird, kann D. m. weitergezüchtet werden, ohne dass es Sporen bilden kann. Auf diese Art wurde D. m. während 3½ Monaten des Sommersemesters 1901 gezüchtet und während dieser Zeit wurden keine Plasmodien gebildet: es blieb ununterbrochen im Amöbenstadium. Es konnte aber jederzeit Sporangienbildung veranlasst werden: dazu brauchte man die Culturen nur stehen zu lassen, bis sie vier oder fünf Tage alt sind. D. m. wurde auch ein Monat lang in anderen Nährlösungen gezüchtet (nämlich in einer, die Leucin, Rohrzucker und anorganische Salze enthielt, und in einer anderen mit Harnsäure, Rohrzucker und anorganischen Salzen), ohne ihm eine andere als vegetative Vermehrung zu gestatten. In diesen beiden Mischungen gedeiht D. m. auch gut (mit Bact. fimbr.), aber man muss bedeutend sorgfältiger verfahren als bei Maisextract. Maisextract ist für derartige Experimente hervorragend geeignet, weil er nicht leicht von Bacterien zersetzt wird. D. m. kann in ihm mit mehreren Bacterienarten zugleich wachsen, während in leichten zersetzbaren Lösungen das Eindringen gewisser fremder Bacterienarten die Entwickelung von D. m.

verhindert. Die beiden für eine erfolgreiche Ausführung dieses Experimentes in Maisextract nothwendigsten Vorsichtsmassregeln sind, dass die Flüssigkeit frisch ist und nicht zu hoch steht. Wie bereits gesagt, behauptet Nadson (4), dass Flüssigkeiten für die Entwickelung von D. m. ungünstig sind; die Thatsache jedoch, dass D. m. $3^1/_2$ Monate lang in einer Flüssigkeit gezüchtet wurde, beweist das Gegentheil. D. m. wuchs nach Ablauf der $3^1/_2$ Monate so kräftig wie beim Beginn des Experimentes; eine einfache Berechnung zeigt, dass die Amöben sich überaus oft getheilt haben müssen.

Wir wollen jetzt den Fortpflanzungsprocess näher betrachten. Alles darüber gründlich erklären können wir nicht; wir müssen uns darauf beschränken, das Problem aus einander zu setzen und in einzelnen Fällen auf wahrscheinliche Gründe für die verschiedenen Stufen hinzudeuten. Die Stufen des in der Luft stattfindenden Processes sind:

1. Zusammenlegen der Amöben resp. Plasmodiumbildung. Nahrungsmangel haben wir schon als den Anlass zur Plasmodiumbildung erkannt. Was er aber in den Amöben für Veränderungen bewirkt, damit sie sich zusammenlegen und an einander haften bleiben, ist gänzlich unbekannt. Das D.-Plasmodium stellt eine ganz eigenartige Structur dar, zu der wir keine physikalische Analogie kennen; es besteht aus zusammengelegten, aber nicht verschmolzenen Amöben. Die fast mathematische Genauigkeit, mit welcher die Arme mancher Plasmodien strahlenförmig rings um den Mittelpunkt vertheilt sind, scheint beinahe auf einen chemotaktischen Einfluss hinzudeuten.

2. Aufsteigen des Plasmodiums aus der Flüssigkeit in die Luft. Bald nachdem die Arme sich zusammenzuziehen begonnen haben, erhebt sich das Centrum und bricht dabei die das Plasmodium bedeckende dünne Wasserschicht durch. Die Erhebung des Centrums wird wohl dadurch ermöglicht, dass es sich auf die ausgebreiteten Arme stützt. Man kann dieses Aufsteigen wahrscheinlich als eine aërotropische Bewegung ansehen. Dafür spricht das aus mehreren Versuchen hervorgehende starke O-Bedürfniss des vegetativen Stadiums (s. oben) und die Versuche unter Oel erwiesen, dass die Sporenbildung noch mehr O verlangt, als für die Stengelbildung oder das vegetative Stadium nöthig ist. Plasmodien, die am Boden der Schalen gebildet werden, sammeln sich zu einer Kugel (s. unten) und wenn die sie bedeckende Wasserschicht tief bleibt, behält die Kugel ihre Gestalt, ohne im geringsten ihre Oberfläche zu erheben;

die O-Differenz ist wohl zu gering, um eine Bewegung hervorzurufen. Das Hinaufkriechen des Plasmodiums an dem sich entwickelnden Stengel ist wohl eine Fortsetzung dieses Aufsteigens.

3. Stengelbildung. Sind die Amöben einmal in Berührung mit der Luft gekommen, so müssen sie nothgedrungen Wasserdampf abgeben und dies haben wir schon als auslösenden Reiz, als „Morphogenen Reiz" der Stengelbildung erkannt. Ferner ist es verständlich, dass der negative Hydrotropismus (und im Licht der positive Heliotropismus) den sich entwickelnden Stengel in Regionen führt, die zur Transpiration geeignet sind.

4. Aufhören der Stengelbildung und Sammlung des übrigbleibenden Theils des Plasmodiums zu einer Kugel am Ende des Stengels. Ein wahrscheinlicher physikalischer Grund dafür, dass das Plasmodium sich zu einer Kugel zusammenschliesst, ist sehr schwer zu finden, denn nehmen wir einen flüssigen Aggregatzustand des Plasmas (Berthold) an, so darf das Plasmodium immer noch nicht als eine einzige homogene Flüssigkeit, sondern bloss als ein Haufen von zusammengelegten unmischbaren Tropfen betrachtet werden. Von Oberflächenspannung als Ursache der kugelförmigen Gestalt kann also nach unseren jetzigen Kenntnissen kaum die Rede sein.

5. Umwandlung in Sporen. Die Amöben der Kugel werden in Sporen umgewandelt. Eine Betrachtung der Lage, in welcher der sich verlängernde Stengel sich befindet, zeigt, dass je mehr seine Spitze sich von der Nährmediumoberfläche entfernt, die sie umgebende Luft um so trockener wird. Die Transpiration des Stengels befindet sich dadurch in stetiger Steigerung. Andererseits wissen wir, dass es einen gewissen Grad der Transpiration gibt, bei der Stengelbildung nicht mehr möglich ist, wohl aber Sporenbildung (s. pag. 317). Darnach wird es wahrscheinlich, dass der Grund für das Aufhören der Stengel- und den Anfang der Sporenbildung in dem Grad der Transpiration zu suchen ist. Dafür spricht auch, dass in feuchter Luft die Stengel länger sind, d. h. die Sporangien weiter von der Oberfläche entfernt sind, als in trockener Luft. Wahrscheinlich spielt auch der fortschreitende Nahrungsmangel eine gewisse Rolle bei Veranlassung der Sporenbildung; letztere könnte z. B. eintreten, nachdem die Nahrungsmenge bis zu einem gewissen Minimum gesunken war.

Die Fruchtbildung unter Wasser ist viel einfacher. Die verschiedenen Stufen dieses Processes sind:

1. Zusammenlegen der Amöben resp. Plasmodiumbildung. Man vergleiche dasselbe Stadium der Luftfruchtbildung.

2. Zusammenschluss des Plasmodiums zu einer Kugel. Dieses Stadium kann man vielleicht vergleichen mit dem bei der Luftfruchtbildung stattfindenden Zusammenschluss des Plasmodiums am Ende des Stengels.

3. Umwandlung in Sporen. Der Grund für diese Umwandlung ist völlig unbekannt: Der immer zunehmende Nahrungsmangel scheint der wahrscheinlichste Grund zu sein. Im Gegensatz zu dem Vorgange bei der in der Luft stattfindenden Sporenbildung ist unter Wasser überhaupt keine Transpiration möglich. Doch scheinen die in beiden Fällen gebildeten Sporen morphologisch und physiologisch ganz gleich zu sein.

Betreffs der Fruchtbildung überhaupt, sei es in der Luft oder im Wasser, wollen wir noch bemerken, dass weder Sporen- noch Stengelbildung stattfinden kann, wenn nicht vorher ein Plasmodium gebildet worden ist. Wir schliessen dies daraus, dass die Amöben stets erst, nachdem sie an der Bildung eines Plasmodiums betheiligt gewesen sind, Sporen bilden. Bildeten sie vor dem Durchgang durch das Plasmodiumstadium Frucht, so wären diese den Mikrocysten anderer Myxomyceten analog. Offenbar finden dann in den Amöben während des Plasmodiumstadiums irgend welche Veränderungen statt, die es ihnen erst möglich machen, je nach Umständen Stengel oder Sporen zu werden. Das Plasmodium ist also mehr als ein rein mechanisches Zusammenlegen und „Aneinanderhaftenbleiben". Da andererseits unter Wasser Sporen, aber keine Stengel gebildet werden, schliessen wir, dass die Stengelbildung kein wesentlicher Vorläufer der Sporenbildung ist.

Werden Amöben, die im Begriff stehen, Sporen zu werden, wieder in eine nahrungsreiche Lösung gebracht, so werden sie wieder vegetativ und ihre Nachkommen entwickeln im Laufe der Zeit Stengel und Sporangien [1]). Wir sehen also, dass es während der Sporenbildung an Nahrung in der Umgebung fehlen muss, wenn Fruchtbildung eintreten soll. Sind jedoch die Amöben dem Sporenstadium schon zu nahe gekommen, bevor sie von Neuem in frische Nahrung verbracht werden, so werden sie nicht wieder vegetativ und auch der Sporenbildungsprocess geht nicht weiter, sondern die Amöben sterben. Die junge, in der Entwickelung begriffene Frucht fast aller Thallophyten verhält sich genau wie die beschriebene von D. m., d. h. sie kann, bevor ein gewisses Stadium erreicht ist, wieder vegetativ werden; hat sie aber dieses Stadium überschritten, so wirkt frische Nahrung auf sie wie Gift (Klebs 5, Theil III).

1) Dieser Versuch ist schon von Van Tieghem (9) gemacht worden.

Wenn D. m. unter Wasser Sporen bildet, geht das ganze Plasmodium in Sporen über, so dass ebensoviele Sporen gebildet werden, wie Amöben in dem Plasmodium waren. Bei der Fruchtbildung in der Luft andererseits werden nur etwa halb so viele Sporen gebildet, als Amöben im Plasmodium waren, da die andere Hälfte zur Stengelbildung verbraucht wird. Bei Bildung der Luftfrucht geht also die Hälfte der Amöben zu Grunde; bei Bildung der Wasserfrucht wird dieser Verlust vermieden. Die Luftfrucht wird dafür durch den Vortheil entschädigt, dass die Sporen durch Luftströmungen von der Spitze des Stengels fort auf frische Nährflächen getragen werden können. Bei anderen Pilzen wird die Fortpflanzung von einer enormen Vermehrung der Anzahl der Individuen begleitet; z. B. bei der Condienbildung von *Penicillium glaucum*. Die Fortpflanzung von D. m. dagegen wird durch keine Zunahme irgend welcher Art unterstützt. Ihre einzige Function ist die Erhaltung der Art unter ungünstigen Verhältnissen, denn bildete D. m. nicht bei Nahrungsmangel Sporen, so würden die Amöben untergehen. Die eigentliche Vermehrung von D. m. findet während des Amöbenstadiums statt, doch wird dies allgemein als vegetative Vermehrung und nicht als Fortpflanzung angesehen.

Nadson erhielt, ausser der Isolirung von D. m. mit *Bac. fluor. liq.*, eine bacterienfreie D.-Cultur. Die absolut reinen Culturen sind jedoch, wie er constatirt, klein und abnorm geformt und sind schwach und leicht vergänglich. Er fand, dass diese Culturen nicht auf längere Zeit ohne Bacterien gezüchtet werden konnten; oft wuchsen sie überhaupt nicht, wenn sie ausgesät wurden. Ich habe bacterienfreie Sporangien gefunden und sie auf Ernährungsmedien gesät, aber nie bemerkt, dass sie Frucht trugen; ich habe überhaupt nie bemerkt, dass D. m. seinen Lebenskreislauf ohne Bacterien durchgemacht hätte. Anhaltspunkte, um Nadson's Resultate und die meinigen einheitlich zu deuten, geben uns die Erfahrungen mit nahrungsarmen Culturflüssigkeiten. So werden, wenn man D. m. in P-haltiges Leitungswasser sät, bisweilen einige zwergartige Sporangien gebildet. Dies hängt von der Zahl der gesäten Sporen ab: wird nur eine kleine Zahl gesät, so sterben die Amöben; wird aber eine grosse Zahl gesät, so bringen sie es zur Fruchtbildung. Aehnlich liegen anscheinend die Verhältnisse bei Nadson's Culturen. Ist die Zahl der bacterienfreien gekeimten Amöben (Nadson) hinreichend gross, so ist Plasmodium- und Fruchtbildung möglich; ist ihre Zahl zu gering, so bleibt beides aus, da eine vorherige vegetative Vermehrung der Amöben ohne Bacterien ebenso ausgeschlossen scheint, wie derselbe Vorgang in

Leitungswasser. Nur die Ernährung der Amöben ist eben von der Gegenwart der Bacterien abhängig; ohne die letzteren spielen sich alle Wandlungen auf Kosten der Reservemateriale der ursprünglichen Sporen ab.

Wenn man D. m. mit z. B. *Bac. megatherium* auf Fleischextractagar sät und die Cultur nach Ablauf des dritten oder vierten Tages untersucht, sind die Bacteriencolonien sehr deutlich. Eine neue Untersuchung, etwa am siebenten Tage, zeigt die Platte oft mit einer grossen Menge von D. m. bedeckt, während von den Bacterien keine Spur mehr vorhanden ist: wir haben anscheinend eine bacterienfreie D.-Cultur. Das völlige Verschwinden jeder makroskopischen Spur der Bacterien begegnet uns nur bei Colonien, die wenig Schleim enthalten. Wenn die Colonien viel Schleim enthalten, wie z. B. die von Bact. fimbr. auf KNO_3-Agar (Tabelle III), ist das Resultat des D.-Wachsthums in ihnen nicht die vollständige Entfernung aller Spuren des Bacteriums, sondern nur das Klarwerden der Colonien.[1]) Aehnlich mögen auch auf Medien wie Maisagar, auf denen Bacterien nur schwach wachsen, keine deutlichen Colonien der letzteren zu stande kommen — Züchtungsversuche offenbaren aber bald ihre Gegenwart. Diese Thatsachen sind angeführt, um zu illustriren, wie leicht man sich täuschen und eine bacterienfreie D.-Cultur zu haben glauben kann. Ferner sind aus einer Bacteriencolonie aufspringende Sporangien gelegentlich bacterienfreie, so dass bacterienfreie Sporangien kein Beweis sind, dass D. m. ohne Bacterien leben kann.

Nadson hatte das grosse Verdienst, die Begünstigung der Entwickelung des D. m. durch Bacterien zu entdecken; er geht wohl aber zu weit, wenn er behauptet, dass eine Symbiose zwischen D. m. und Bac. fluor. liq. besteht. Er sagt in seinem Résumé: „Entre ces deux organismes il existe une association ou un symbiose, qui est démontré péremptoirement par les expériences.“ Zunächst: die Worte „Association“ und „Symbiose“ haben nicht die gleiche Bedeutung. Allerdings ist das Verhältniss eine Association, aber der Ausdruck ist zu unbestimmt und zu allgemein, als dass wir durch seine Anwendung irgend etwas gewinnen. Ob das Verhältniss eine Symbiose ist, hängt von der Bedeutung ab, die wir diesem Worte beilegen. Die zutreffendste Bedeutung des Ausdruckes Symbiose, die ich finden kann, ist die von Marshall Ward (17) gegebene, der Symbiose erklärt als „das Zusammenwirken zweier vereinigter Or-

1) Die zufällige Beobachtung dieser klaren Schleimmassen führte zum Verständniss des Verhältnisses der Bacterien zu D. m.

ganismen zu ihrem beiderseitigen Vortheil." („The co-operation of two associated organisms to their mutual advantage.") Diese Bedeutung wollen wir annehmen; offenbar legt auch Nadson dem Worte dieselbe bei, denn er sagt, er glaube, obgleich die Art des gegenseitigen Nutzens nicht zur Zeit hinreichend erkennbar ist, dass Bac. fluor. liq. die Entwickelung des D. m. dadurch begünstigt, dass es durch Bildung von Ammoniak den Nährboden alkalisch macht. Andererseits fördert D. m. das Wachsthum des Bac. fluor. liq., indem es ihm organische Substanzen in der Form leerer Sporenhüllen, der Substanz der „Hypothallus" und der „Columella", wie Nadson sagt, darbietet. Den Vortheil, den das Bacterium durch die Versorgung mit solchen Substanzen hat, kann ich übrigens nicht hoch anschlagen, denn diese bestehen hauptsächlich aus Cellulose (Brefeld 1) und müssen, ihrer Function entsprechend, sehr widerstandsfähig und unzersetzbar sein. Nachdem wir die Zerstörung von etwa 90 % der Bacterien einer Colonie, in der D. m. wächst, gezeigt, ihre Verdauung verfolgt (siehe pag. 301) und erwiesen haben, dass die wenigen übrig bleibenden Bacterien abgeschwächt sind (siehe pag. 303), ist es eigentlich müssig, von einer Symbiose zu reden. Sorgfältige vergleichende Züchtungsversuche wiesen überdies durchaus nicht darauf hin, dass Bact. fimbr. aus seiner Verbindung mit D. m. irgend welchen Vortheil zog. Die Thatsache, dass D. m. mit wenigstens vier verschiedenen Bacterienarten wachsen kann, macht ebenfalls die Existenz einer Symbiose zweifelhaft, wenn sie auch nichts Entscheidendes gegen sie beweist. Wiederum sind, wenn D. m. und Bact. fimbr. dünn auf Nähragar gesät werden, 7—10 Tage erforderlich, bevor D. m. Frucht trägt, und die Amöben sind zuerst so selten, dass sie bis etwa zum vierten Tage nicht leicht zu finden sind. Bact. fimbr. dagegen hat sein Wachsthum in 3—4 Tagen beinahe vollendet, ehe noch D. m. anfängt zu wachsen, oder jedenfalls bevor die Amöben zahlreich genug werden, um irgend einen merklichen Einfluss auf die Bacterien auszuüben. Dies ist ein sehr gewichtiger Punkt gegen die Annahme einer Symbiose. Wüchse Bact. fimbr. nach Entwickelung des D. m. etwas besser, so würde man dieses eher auf die durch D. m. bewerkstelligte Entfernung gewisser, von dem Bacterium gebildeter und seine Thätigkeit hemmender Stoffwechselprodukte zurückführen können, als auf die ernährende Wirkung vereinzelter leerer Sporenhüllen. Denn wo 7—10 Tage zur Fructification gebraucht werden, können wir mit Recht annehmen, dass die Sporangien in einer einzelnen Bacteriencolonie aus einer oder höchstens aus zwei oder drei Sporen ent-

sprungen sind. Ich bin geneigt, die Verbindung von D. m. mit Bacterien als einen Fall anzusehen, wie ihn Marshall Ward (17) als Antibiose beschreibt, d. h. wo einer der beiden Organismen den anderen schädigt, wie z. B. beim Parasitismus. Man könnte also D. m. als auf Bacterien schmarotzend ansehen. Freilich muss man zugeben, dass Bacterien zwischen den D.-Sporen vorkommen und dadurch mit den Sporangien auf neue Nährflächen getragen werden. Doch ist dies wohl ein zweifelhafter Vortheil: sie werden in Wirklichkeit als Beute mitgeschleppt.

Brefeld (2) sagt, dass die zur Fruchtbildung erforderte Zeit unabhängig davon ist, ob man wenig oder viel Sporen sät. Allerdings hat wahrscheinlich ein geringer Unterschied in der Zahl der gesäten Sporen keinen merklichen Unterschied in der zur Fruchtbildung gebrauchten Zeit zur Folge. Dass ein grosser Unterschied in der Zahl der Sporen von Wichtigkeit ist, wird dadurch bewiesen, dass auf Nähragar, auf dem die Sporen sehr dünn gesät sind, und wo vermuthlich die Sporangien einer Bacteriencolonie alle aus einer einzelnen Spore entsprungen sind, 7—10 Tage zur Fruchtbildung erforderlich sind, wohingegen auf demselben Medium nur 3—4 Tage nöthig sind, wenn die Sporen dick gesät sind.

Es ist bereits gezeigt, dass D. m. vegetativ wächst, so lange es genug Nahrung zur Verfügung hat. Ein anderer Factor, der vielleicht auf die zur Fruchtbildung erforderliche Zeit Einfluss hat, sind die von D. m. gebildeten Stoffwechselprodukte. Um zu prüfen, ob diese Wirkung ausüben, wurde das folgende Experiment gemacht: D. m. und Bact. fimbr. wurden in Maisextract gezüchtet. Nachdem Sporangien gebildet waren, wurde die Lösung durch einen Kinijounfilter getrieben. Von dem Filtrat wurden 20 ccm mit 30 ccm concentrirtem Maisextract gemischt. Als Controllösung wurden 20 ccm destillirtes Wasser ebenfalls mit 30 ccm desselben Extractes gemischt. Auf diese Weise enthalten beide Lösungen annähernd dieselbe Menge Nährstoff. Dann wurden gleiche Quantitäten von beiden in Schalen gegossen, sterilisirt und mit D. m. geimpft. Der Erfolg war, dass in den die Stoffwechselprodukte enthaltenden Schalen etwa 24 Stunden mehr gebraucht wurden, um Frucht zu entwickeln, als in den Controlschalen. Daraus schliessen wir, dass die Stoffwechselprodukte nicht fördernd auf die Fruchtbildung wirken und dass D. m. in den die Stoffwechselprodukte enthaltenden Schalen längere Zeit wuchs, weil die angewendeten 20 ccm des vorher gebrauchten Maisextractes noch benutzbare Nahrung enthielten. Obgleich kein Beweis dafür erbracht

ist, haben die Bacteriologen lange vermuthet, dass die Stoffwechselprodukte eines Bacteriums eine wichtige Rolle als Reiz zur Sporenbildung spielen. Es ist daher von Interesse, zu zeigen, dass dies bei D. m. nicht der Fall ist.

Ich habe früher gesagt, dass D. m. keine Cysten hat; Brefeld aber beschreibt solche Organe — Mikrocysten. Brefeld konnte bestimmte Resultate betreffs der Bedingungen zur Cystenbildung nicht erhalten; ist aber der Meinung, dass weder langsame Ausdünstung noch die chemische Zusammensetzung der Lösung von Bedeutung sind. Da die aus den Cysten resultirenden Amöben nicht dazu gebracht werden konnten, Sporangien zu bilden, konnte es nicht bestimmt erwiesen werden, ob die Cysten zu D. m. gehörten. Durch ihr häufiges Vorkommen in D.-Culturen und durch die Aehnlichkeit der aus ihnen resultirenden und der D.-Amöben liess sich Brefeld jedoch überzeugen, dass D. m. solche Zustände hat. Am Anfang dieser Arbeit kamen in den Culturen oft Cysten vor, und es lag kein Grund vor, Brefeld's Angaben anzuzweifeln. Später wurde es nothwendig, einen physiologischen Unterschied zwischen Sporen und Cysten festzustellen, und dazu brauchte man grosse Mengen der letzteren. D. m. war damals mit Bact. fimbr. isolirt und nun werden Reinculturen — D. m. + Bact. fimbr. — gebraucht. Es wurden mehrere Versuche gemacht, bei denen die Ernährungsflüssigkeit verdunsten konnte, wenn D. m. in dem Amöbenstadium war. Sie verliefen jedoch alle erfolglos. Endlich wurden Sporen in sterilisirtes P-haltiges Leitungswasser gesät — ein Medium, in dem die Sporen zwar keimen, das aber zur Fruchtbildung nicht genug Nahrung enthält. In dieser Lösung starben die Amöben als solche, ohne Cysten zu bilden. In keinem einzigen Falle, wo es sicher war, dass nur D. m. und Bact. fimbr. vorhanden waren, wurden Cysten gebildet. Versuche, Sporangien aus Cysten zu erzielen, die als Verunreinigung in einigen Culturen sich fanden, schlugen auch stets fehl. Brefeld's Angabe, dass die Cystenmembran nicht aus Cellulose besteht, dass aber die Membranen der Sporen und der Stengelzellen von Cellulose sind, ist bemerkenswerth und unterstützt die Annahme, dass er es mit fremden Cysten zu thun hatte. Ich folgere daraus, dass D. m. keine Mikrocysten hat. Wenn man es einem D.-Pseudoplasmodium an Wasser fehlen lässt, theilt es sich in die einzelnen Amöben und diese sterben, so dass D. m. auch keine Polycysten hat. D. m. und *Polysphondylium,* das ebenfalls keine Cysten hat (Brefeld 2) stehen also in starkem Contrast zu den typischen Myxomyceten, die beim geringsten Anlass Cysten — entweder Mikro-

oder Polycysten — bilden. Weshalb D. m. und Polysphondylium nicht die Fähigkeit haben, Cysten zu bilden, kann experimentell nicht ergründet werden; vermuthlich steht dieser Mangel im Zusammenhang mit der zeitlichen Kürze ihres Lebenskreislaufes. So kommt es, wenn sie in der Natur auf Pferdemist wachsen, selten vor, dass die äusseren Umstände sich im Laufe von 3—5 Tagen so verändern, dass sie die Entwickelung dieser Organismen ernstlich hemmen. Vielleicht haben diese Myxomyceten die Fähigkeit ihrer Vorfahren, Cysten zu bilden, verloren, weil sie nicht in die Lage kommen, von ihr Gebrauch zu machen.[1])

Brefeld (1) handelt ziemlich ausführlich über die Bedingungen für das Keimen und für die Entwickelung von D. m. Er sagt, das Vorkommen des Organismus in der Natur auf Mist weise darauf hin, dass ein N-reiches Substrat nöthig sei. Er behauptet, dies bewiesen zu haben und ebenso, dass die Sporen nur in einer N-reichen Flüssigkeit keimen können. Er bemerkte einen grossen Unterschied in der Entwickelung in verschiedenen Pferdemistdecocten und glaubte und bewies, dass dies auf die Qualität des Mistes zurückzuführen sei. So erwies sich das Decoct, wenn die Pferde nur mit Hafer gefüttert wurden, als viel geeigneteres Medium, als wenn sie mit Heu und Stroh gefüttert waren. Zuletzt sagte er: „Es ist unzweifelhaft, dass sowohl zur Keimung wie zur weiteren Entwickelung der Amöben ein stickstoffreiches Substrat unerlässlich ist.“ Meine Versuche ergaben völlig abweichende Resultate. Erstens ist das Vorhandensein von N zur Keimung nicht unerlässlich, denn die Sporen keimen in einer phosphathaltigen wässerigen Lösung irgend eines Kohlehydrates. Ferner ist eine N-reiche Flüssigkeit gerade das Medium, in dem D. m. nicht gedeiht, besonders wenn es, wie Brefeld's Culturen, mit mehreren Bacterienarten wächst, denn in solch einer Lösung entwickeln sich die Bacterien so kräftig, dass sie das Wachsthum von D. m. völlig verhindern — zweifellos durch die Anhäufung schädlicher Stoffwechselprodukte. Thatsächlich muss man bei Cultur des D. m. mit zahlreichen Bacterienarten vor Allem ein Medium wählen, das entweder N-arm ist oder doch N nur in schwer zersetzbaren Formen enthält. Gerade deshalb ist ja Maisextract das zur Züchtung von D. m. geeignetste flüssige Medium. Das Vorkommen von D. m. in der Natur auf Pferde-

1) Van Tieghem (9) hat auch Cysten bei D. m. beobachtet. Die Van Tieghem'schen sollen sehr charakteristisch sein, und durch das wiederholte Sprossen der Amöben entstehen. Solche Organe sind bei D. m. von keinem anderen Forscher beobachtet worden.

mist ist kein Beweis dafür, dass ein N-reiches Substrat nothwendig ist, denn die festen Excrete bestehen vorwiegend aus dem unverdauten Rest des Futters. Es ist viel wahrscheinlicher, dass sein Vorkommen hier eben daraus zu erklären ist, dass der N, ebenso wie auch die anderen Elemente, in schwer verdaulichen Combinationen vorkommt. Die Quantität spielt erst in zweiter Reihe eine Rolle. Was Brefeld's Versuche in den verschiedenen Pferdemistdecocten anlangt, so wuchs D. m. hier nicht mit einer Bacterienart, sondern mit unzähligen Arten; ausserdem sind die Bacterien in den verschiedenen Decocten wohl nicht immer dieselben gewesen. Der Unterschied zwischen den vorhandenen Bacterienarten, ganz abgesehen von irgend einem Qualitätsunterschied der Decocte, würde schon allein genügen, die Unterschiede im Wachsthum zu erklären. Da die verschiedenen Bacterienarten die Entwickelung von D. m. in sehr verschiedener Weise beeinflussen, so glaube ich allerdings, dass es sehr schwer sein werde, auf diese Art zu übereinstimmenden Resultaten zu gelangen.

Brefeld machte ferner Versuche mit reinen chemischen Salzen. In Mischungen von Harnstoff + phosphorsaurem Natrium + phosphorsaurem Ammonium, und Traubenzucker + phosphorsaurem Natrium + phosphorsaurem Ammonium erzielte er keine Keimung, aber in Hippursäure und Harnsäure (als harnsaures Kalium benutzt) keimte D. m. nicht nur, sondern trug sogar gut Frucht. Auch hier stimmen unsere Resultate nicht überein. So fand ich, wenn die beiden ersteren Mischungen neutralisirt wurden, dass D. m. in ihnen gut keimte. Da alles zum Keimen Erforderliche — Phosphat, organische Substanz und Sauerstoff — vorhanden ist, ist es schwer zu verstehen, weshalb Brefeld's Sporen darin nicht keimten. Man kann nur annehmen, dass die Lösungen vielleicht nicht neutralisirt waren, oder dass Stoffwechselprodukte der Bacterien sich so schnell angehäuft hatten, dass sie das Keimen verhinderten. Weder in Hippur- noch in Harnsäure haben D.-Sporen gekeimt, wenn sie mit Bact. fimbr. gesät wurden. Nach Hinzufügung von Phosphat werden, obgleich Keimung stattfindet, nur sehr wenig Sporangien gebildet; wird aber weiterhin Rohrzucker zugesetzt, so wird in beiden Mischungen eine Menge Sporangien gebildet. Daraus ergibt sich, dass Hippur- und Harnsäure N- aber keine C-Quellen sind. Der grosse Unterschied zwischen Brefeld's und meinen Resultaten betreffs der Bedingungen für Keimung und Entwickelung könnte es beinahe zweifelhaft erscheinen lassen, dass wir uns mit demselben Organismus beschäftigt haben. Allein der Umstand, dass wir D. m. mit verschiedenen Bacterien gezüchtet haben, wird zur

Erklärung all dieser Unterschiede genügen — bis auf zwei, nämlich die betreffs der Bedeutung von Phosphaten und des N-haltigen Charakters des Mediums. Brefeld erwähnt überhaupt niemals die Nothwendigkeit von Phosphaten; meine Versuche dagegen haben es durchaus zweifellos gemacht, dass Phosphate für das Keimen der Sporen absolut nöthig sind. Brefeld, der D. m. mit mehreren Bacterienarten züchtete, behauptet, dass ein N-reiches Medium unerlässlich ist. Meine Experimente dagegen beweisen, dass gerade, wenn mehrere Arten da sind, eine N-reiche Lösung seinen Zweck als Medium für D. m. sehr leicht verfehlt. So ist experimentell bewiesen, dass, obgleich D. m. mit Bact. fimbr. allein gesät in vielen Medien gut Frucht trägt, doch wenn mehrere Bacterienarten gleichzeitig mitgesät sind, keine Sporangien gebildet werden.

Es ist festgestellt, dass das Wachsthum von D. m. auf Bacteriencolonien von einem ausgesprochenen Klarwerden der Colonien begleitet ist. Dies ist aber nicht auf allen Medien der Fall. So haben Colonien von Bact. fimbr. auf Gelatine einen gelblichen Schleim und wurden durch D. m. nicht durchsichtig gemacht.

Wir wissen, dass Myxomyceten, z. B. *Fuligo septicum,* Enzyme absondern und dass sie ihre Nahrung von Bacterien erhalten. Die bei den typischen Myxomyceten zuerst von Lister gemachten Beobachtungen über die Einführung von Bacterien und ihren Aufenthalt in der Vacuole legen wir nun dahin aus, dass ein Enzym in die Vacuolen abgesondert wird, daselbst die Bacterien verdaut, und dass die unverdauten Reste ausgeschieden werden. Die Absonderung eines Enzyms bei D. m. — nach der Vermuthung, die wir zur Erklärung der von ihm verursachten Zerstörung der Bacterien aufgestellt haben — ist also nicht wesentlich von dem für andere Myxomyceten angenommenen Vorgange verschieden. In einem Falle wird das Enzym in die Vacuole, im anderen wird es nach aussen abgesondert. Wir können den Fall von D. m. wahrscheinlich als einen phylogenetisch früheren und die übrigen Myxomyceten, die ihre Nahrung innerhalb der Vacuolen verdauen, als eine Uebergangsform zur Verdauung der höheren Thiere ansehen.

Ausser D. m. gibt es ein Protozoen — *Amoeba nitrophila* (Frosch 22), das sich durch extracelluläre Verdauung und zwar ebenfalls von Bacterien ernährt. Wie für D. m., sind auch für Amoeba nitrophila Bacterien zur Ernährung unerlässlich. Die Arbeit von Frosch ist mir erst bekannt geworden, nachdem die vorliegende Arbeit fertig war. Mit Ausnahme einiger höherer Pflanzen — der fleischfressenden —

sind diese zwei die einzigen bekannten Organismen, die sich durch extracelluläre Verdauung ernähren. Es sind zahlreiche Arbeiten zwecks Erzielung der Reinzüchtung von Amöben (Protozoen) ausgeführt worden (Celli und Fiocca 23, 24, 25; Celli 26; Miller 27, 38; Schardinger 28, 29; Beyerinck 30, 31; Gorini 32; Casagrandi und Barbagalo 33; Tischutkin 34; Tsujitani 35; Ogata 36; Zaubitzer 37). Dreien dieser Forscher ist es gelungen — zuerst Beyerinck (30), nachher Tsujitani (35) und Zaubitzer (37) — Amöben mit einer Bacterienart zu isoliren; ausnahmslos aber ernähren sich die Amöben von dem vergesellschafteten Bacterium durch intracelluläre Verdauung derselben. Andererseits gibt es einige Myxomyceten und zahlreiche Amöben (Protozoen), die keine Bacterien auffressen und deren Ernährung bisher räthselhaft geblieben ist, da bei ihnen — ausser Amoeba nitrophila und D. m. — es bis jetzt nicht gelungen ist, sie bacterienfrei zu cultiviren oder zu beweisen, dass Bacterien für ihre Ernährung nöthig sind. Unwahrscheinlich ist es wohl nicht, dass manche dieser nicht-bacterienfressenden Myxomyceten und Amöben sich gerade durch die extracelluläre Verdauung von Bacterien ernähren.

Morphologische und Züchtungsmerkmale des Bacterium fimbriatum.

Morphologie. Aeusserst kleine ruhende Stäbchen, gelegentlich zu kurzen Fäden vereinigt. Sporen wurden nicht gefunden.

Gelatineplatte. Dem blossen Auge erschienen die Colonien hellgelb, kreisförmig, feucht und glänzend. Bei schwacher Vergrösserung ist der Rand einheitlich kreisförmig und das Centrum der Colonie ist braun und enthält zahlreiche Crystalle. Keine Verflüssigung.

Agarstrichcultur. Grau-weissliche, sich schnell ausbreitende Masse. Condenswasser klar.

Gelatinestichcultur. Massiges kreisrundes Wachsthum auf der Oberfläche. Auch das Wachsthum entlang des Nadelstiches ist gut und charakteristisch gefranst.

Kartoffel. Flache, glänzende, sich schnell ausbreitende, bräunliche Massen, besät mit schwarzen Pünktchen. Das Wachsthum ist von der Erzeugung grosser Quantitäten Ammoniak begleitet.

Milch. Schwaches Wachsthum, weder Gerinnen, noch Peptonisiren.

Traubenzuckerbouillon. Keine Gasbildung.

Bouillon. Kein Indol.

Temperatur. Wächst bei Zimmertemperatur, aber noch besser bei 37° C.

Färbung. Färbbar mit Gentianaviolett, aber nicht mit Methylenblau, Methylgrün oder Fuchsin. Entfärbt nach Gram's Methode.

Wenn man Migula's Classification folgt, gehört dieses Bacterium zur Familie der *Bacteriaceae,* Gattung *Bacterium* und die Classe, bei der keine Sporen beobachtet worden sind. Der specifische Name „*fimbriatum*" beschreibt das gefranste Wachsthum in Gelatinestichculturen.

Zum Schluss ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Dr. Klebs sowohl für das gestellte Thema als auch für die Rathschläge und Anleitungen bei der Bearbeitung desselben meinen ergebensten Dank auszusprechen. Gleichzeitig spreche ich meinen besten Dank aus dem Herrn Privatdocent Dr. Küster für die mir geleistete Hilfe.

Botanisches Institut, Halle a./Saale,
Februar 1902.

Litteratur.[1])

1. Brefeld, Dictyostelium mucoroides, ein neuer Organismus aus der Verwandtschaft der Myxomyceten. Ab. d. Senk. Nat. Gesellschaft, Bd. VII, 1869.
2. — — Polysphondylium violaceum und Dictyostelium mucoroides nebst Bemerkungen zur Systematik der Schleimpilze. Unters. aus dem Gesammtgebiete der Mykologie. Heft VI, 1884.
3. Grimm, Ueber den Bau und die Entwickelungsgeschichte von Dictyostelium mucoroides (Bref.).
4. Nadson, Des cultures du Dictyostelium mucoroides (Bref.) et des cultures pures des Amibes en général. Extrait des Scripta Botonica, fasc. XV.
5. Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. Theil I, Sporodinia grandis; Theil II, Saprolegnia mixta; Theil III, Allgemeine Betrachtungen.

*6. Van Tieghem, Troisième mémoire sur les Mucorinées. Ann. d. Sc. nat., sér. VI, t. 4, 1876.

*7. Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

8. Flügge, Die Mikroorganismen. 3. Auflage, Theil I, Leipzig 1896.

9. Van Tieghem, Sur quelques Myxomycetes à plasmode agrégé. Bulletin de la Société Botanique XXVII, 1880.

*10. Wortmann, Ein Beitrag zur Biologie der Mucorineen. Botan. Zeitung 1881.

*11. Errera, On the cause of physiological action at a distance. Ann. of Botany VI, 1892.

*12. Bonnier et Manguin, Recherches sur la respiration et transpiration des Champignons. Ann. d. Sc. nat. sér. VI, t. 17, 1884.

---

1) Die mit einem Sternchen bezeichnete Litteratur ist nach Klebs (5) citirt.

*13. Vines, The Influence of Light upon the Growth of unicellular Organs. Arb. Würzburger Institut, Bd. II, 1878.
*14. Stameroff, Zur Frage über den Einfluss des Lichtes auf das Wachsthum der Pflanzen. Flora 1897.
*15. Werner, Die Bedingungen der Conidienbildung bei einigen Pilzen. Frankfurt a. M. 1898, Inaug.-Diss., Basel.
*16. Marshall Ward, The Morph. Phys. of an aquatic Myxomycete, Stud. from the biol. Lab. of the Owens College, Vol. I, 1886.
17. — — Symbiosis. Annals of Botany, Vol. XIII, 1899.
18. Thomson, Outlines of Zoology.
*19. De Bary, Mucor stolonifer, ein Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pilze. Frankfurt 1866.
*20. Herbst, Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung etc. Biol. Centralblatt, Bd. XV, 1895.
21. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Bd. I, Leipzig 1897.
22. Frosch, Zur Frage der Reinzüchtung der Amöben. Centralbl. für Bacteriologie, I. Abth., Bd. XXI, 1897.
23. Celli und Fiocca, Beiträge zur Amöbenforschung. Centralbl. f. Bacteriologie, I. Abth., Bd. XV, 1894.
24. — — Ueber die Aetiologie der Dysenterie. Centralbl. f. Bacteriologie I. Abth., Bd. XVII, 1895.
25. — — Intorna alla biologia delle amebe. Referat in Centralbl. f. Bacteriologie, I. Abth., Bd. XXI, 1897.
26. Celli, Die Cultur der Amöben auf festem Substrate. Centralbl. f. Bacteriologie, I. Abth., Bd. XIX, 1896.
27. Miller, Ueber aseptische Protozoencultur und die dazu verwendeten Methoden. Centralbl. f. Bact., I. Abth., Bd. XVI, 1894.
28. Schardinger, Reincultur von Protozoen auf festen Nährböden. Centralbl. für Bacteriologie, I. Abth., Bd. XIX, 1896.
29. — — Protozoencultur. Nachtrag. Cent. f. Bact., I. Abth., Bd. XXII, 1897.
30. Beyerinck, Culturversuche mit Amöben auf festem Substrate. Centralbl. f. Bact., I. Abth., Bd. XIX, 1896.
31. — — Amöbencultur auf festen Substraten, Centralbl. f. Bact., I. Abth., Bd. XXI, 1897.
32. Gorini, Die Cultur der Amöben auf festem Substrate. Centr. f. Bact., I. Abth., Bd. XIX, 1896.
33. Casagrandi und Barbagallo, Ueber die Cultur von Amöben. Centralbl. f. Bact. I. Abth., Bd. XXI, 1897.
34. Tischutkin, Ueber Agaragarculturen einiger Algen und Amöben. Centralbl. f. Bact., II. Abth., Bd. XXII, 1897.
35. Tsujitani, Ueber die Reincultur der Amöben. Centralbl. f. Bact., Bd. XXIV, 1898.
36. Ogata, Ueber die Reincultur gewisser Protozoen (Infusorien) Centralbl. f. Bact., Bd. XIV, 1893.
37. Zaubitzer, Studien über eine dem Strohinfus entnommene Amöbe. Referat in Centralbl. f. Bacteriologie, I. Abth., Bd. XXX, 1900.
38. Miller, The Aseptic Cultivation of Mycetozoa. The Quarterly Journal of microscopical Science March 1898.

Einfluss der Kohlensäure auf das Wachsthum.

Von

Paul Chapin.

Hierzu Tafel XXI und eine Abbildung im Text.

Einleitung.

Zunächst sei eine kurze Uebersicht über die Litteratur gegeben, welche über den Einfluss der Kohlensäure auf das Wachsthum vorliegt.

Saussure[1]) cultivirte Erbsen in einer Atmosphäre, die 8 % CO_2 enthielt, bei Sonnenlicht und fand, dass das Wachsthum geringer als in normaler Luft war. Böhm[2]) erhielt in seinen Experimenten mit Feuerbohnen folgende Resultate über das Wachsthum der Wurzeln: In normaler Luft einen Zuwachs von 13,6 cm während 12 Tagen, in 2 % CO_2 ein Zuwachs von 10,5 cm, in 5 % 7,9 cm, in 10 % 4,6 cm, während bei einem Gehalt von 14 % CO_2 die Wurzeln sich nur sehr schwach entwickelten. In 25—33 % waren die Pflanzen innerhalb von fünf Tagen todt. Der Spross zeigte ungefähr dieselbe Entwickelung wie die Wurzel. Alle Pflanzen nahmen das normale Wachsthum nach Verlauf von neun Tagen wieder auf, wenn sie in Luft zurückversetzt wurden.

Jentys[3]) leitete ein Kohlensäuregemisch von 4—12 % durch den Topf, so dass die Wurzeln sich in der künstlichen Atmosphäre befanden, der Spross jedoch in normaler Luft. Der erzielte Erfolg war bei den verschiedenen Versuchspflanzen verschieden, im Allgemeinen war jedoch eine ernstliche Schädigung nicht eingetreten. Die Wurzeln waren jedoch nicht normal entwickelt, hatten vielmehr das Aussehen derjenigen von monocotylen Pflanzen, da sich die Hauptwurzel nicht entwickelt hatte und nur die Seitenwurzeln ausgebildet waren. Montemartini[4]) fand, dass Spinacia oleracea am besten

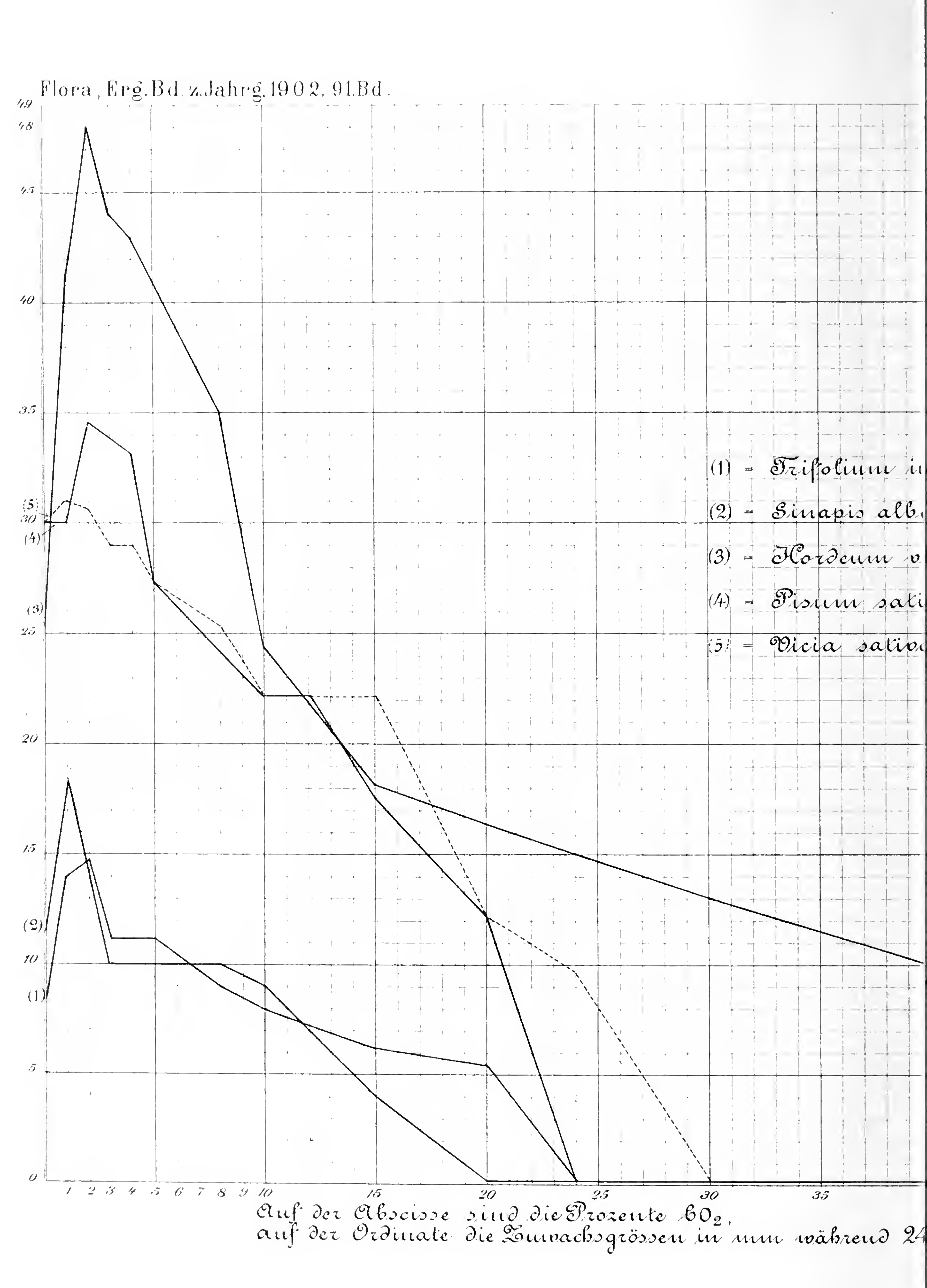
---

1) Saussure, Recherches chimiques sur la végétation. Paris 1804 in Ostwalds Klassikern.

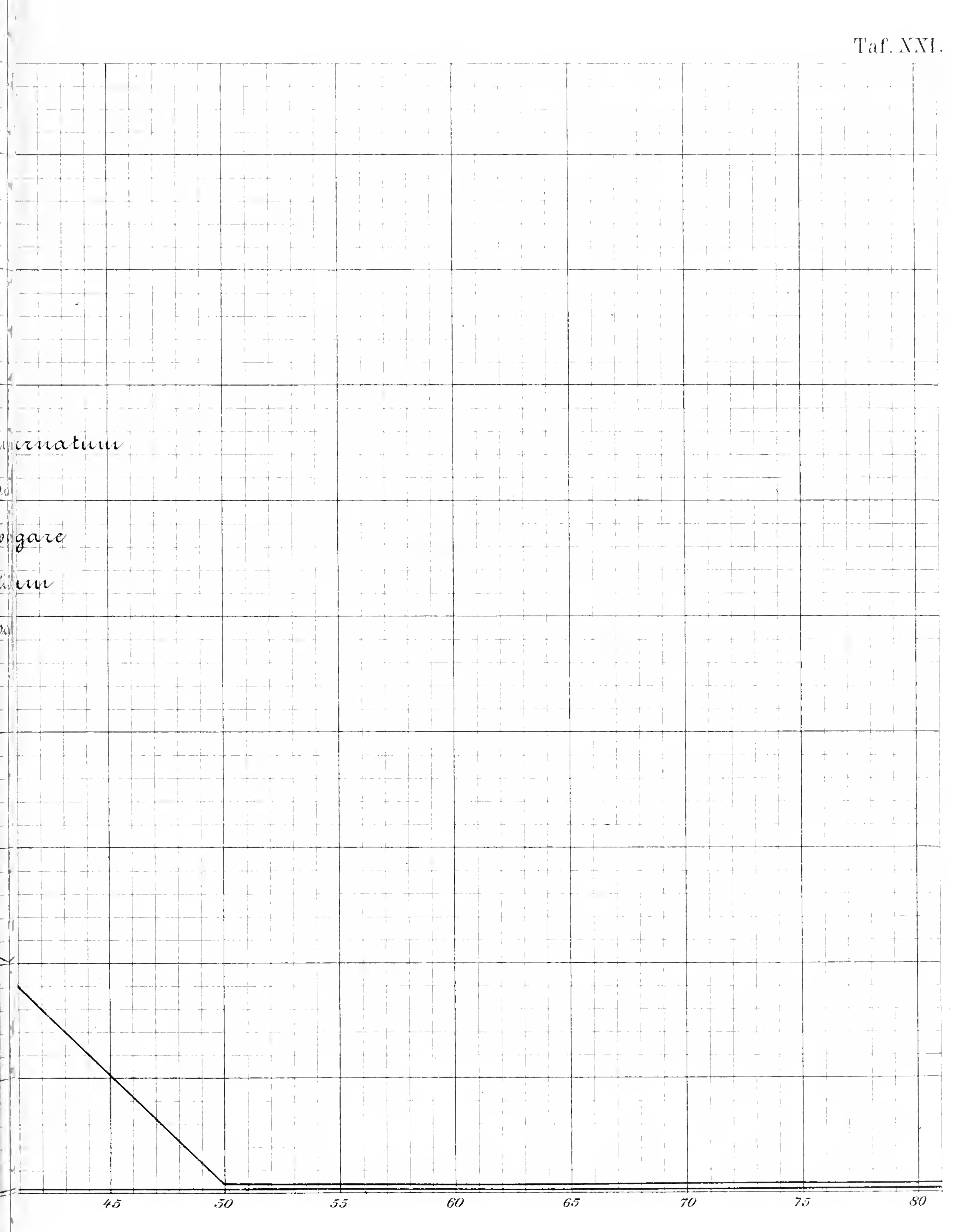
2) Böhm, Sitzungsberichte der Wiener Akademie 1873 pag. 182.

3) Jentys, Sur l'influence de la pression partiale de l'acide carbonique dans l'air souterrain sur la végétation. Extrait du bulletin de l'Academie des Sciences de Cracovie 1892.

4) Montemartini, Sulla influenza di atmosfere ricche di biossido di carbonio sopra lo sviluppo è la struttura delle folgie. Atti del instituto botanico di Pavia 1892.



Auf der Abscisse sind die Prozente CO_2,
auf der Ordinate die Zuwachsgrössen in mm während 24



…tunden angegeben.

L. J. Thomas, Lith. Inst. Berlin S. 53

bei 4 % CO_2 wuchs. Desgleichen constatirte er an den Wurzeln von Erbsen folgendes Wachsthum im Verlauf von 12 Tagen: Normale Cultur 33,27 cm, bei 4 % CO_2 35—36 cm, bei 7 % CO_2 25—32 cm, bei 22 % CO_2 13—14 cm. Bei Tropaeolum war das Wachstum lebhaft bei 4 % CO_2, schwach bei 7 % CO_2. Er schloss daraus, dass 4 % annähernd den optimalen CO_2-Gehalt für Wachstum darstelle. Andere [1]) haben gezeigt, dass sich Pflanzen, die in eine Atmosphäre von 33—50 % CO_2 oder mehr gebracht wurden, kümmerlich entwickelten.

Pfeffer [2]) fasst die vorhandenen Angaben dahin zusammen, dass er sagt, „die meisten Landpflanzen sterben mit der Zeit in einer Luft ab, die 4—20 % CO_2 enthält".

Der Einfluss von CO_2 auf das Wachsthum von Hefe ist von Brefeld [3]) und Joth [4]) untersucht worden.

Der erstere fand, dass die Hefe noch in einer CO_2-Atmosphäre entwickelungsfähig ist, welche $^1/_{6000}$ Volumen Sauerstoff enthält. Joth constatirte andererseits, dass CO_2 wie andere starke Säuren einen grossen Einfluss auf die Fortpflanzung der Hefe ausübt, dass hingegen die Gährungsenergie durch Kohlendioxyd nicht gehemmt wird. Jedoch lassen verschiedene Hefearten einen verschieden grossen Einfluss von CO_2 erkennen. Jedenfalls vermag sich die Hefe auch nach Entfernung der CO_2 noch zu entwickeln.

Ortloff [5]) fand, dass die Vermehrung der Hefezellen in einem Strom von CO_2 gehemmt wurde, dass jedoch die Menge des vergohrenen Zuckers während 28tägiger Einwirkung von CO_2 grösser war als in normalen Culturen.

Fraenkel [6]) theilt in seiner Abhandlung über die Mikroorganismen die Bacterien in folgende Classen:

1. solche, welche in reiner CO_2 ebenso gut als in der Luft wachsen;
2. solche, welche sich zwar in CO_2 zu entwickeln vermögen, deren Wachsthum jedoch durch die Gegenwart des Gases sehr gehemmt ist;

---

1) John, Ueber die Ernährung der Pflanzen 1819 pag. 282; Davy, Elements of Agricultural Chemistry 1821, 3. Aufl., pag. 205, citirt nach Lopriore; Kossovitsch, Bot. Ztg. 1892. pag. 702.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie Bd. 2, II. Aufl., 1. Hälfte, pag. 333. 1901.

3) Brefeld, Untersuchung über Alkoholgährung. Arbeit. des bot. Inst. zu Würzburg, 4. Heft, 1874, pag. 517.

4) Joth, Wochenschrift für Brauereien, 1869, Bd. 6, pag. 279.

5) Ortloff, Centralblatt für Bacteriologie, Bd. 6, Abth. II, 1900, pag. 763.

6) Fraenkel, Die Einwirkung der Kohlensäure auf die Lebensthätigkeit der Mikroorganismen. Zeitschr. für Hygiene Bd. 5, 1889, pag. 332.

3. solche, welche sich bei gewöhnlicher Temperatur in reiner CO_2 nicht entwickeln, wohl aber bei Bruttemperatur;

4. die übrigen Bacterien, welche im Allgemeinen Saprophyten sind und die in den obigen Klassen nicht enthalten sind; entwickeln sich nicht in CO_2, werden jedoch nicht getödtet, sondern wachsen nach Ersetzung der CO_2 durch Luft normal weiter;

5. Bacterien, welche in CO_2 getödtet werden; dazu gehören die wichtigsten pathogenen Formen.

Frankland's[1]) Egebnisse an Bacterien stimmen im Einzelnen mit denjenigen von Fraenkel überein.

Freudenreich[2]) fand, dass der Milzbrandbazillus und ein anderer aus der Milch gezüchteter Bazillus einem CO_2-Druck von ca. 60—70 Atmosphären im Verein mit einer Erhöhung der Temperatur auf ca. 65 % leicht widerstanden.

Schliesslich ist noch die Arbeit Lopriore's[3]) zu erwähnen, in welcher er berichtet, dass die Sporen von Mucor mucedo in reiner Kohlensäure nicht auskeimten, wenn sie in dem Gas drei Monate hindurch blieben. Diese Sporen keimten jedoch nach Uebertragen in Luft aus und wuchsen normal weiter. Er fand ausserdem, dass die Sporen bei 90 % Kohlensäure keimten, dass jedoch die Zahl der auskeimenden Sporen mit abnehmendem CO_2-Gehalt wuchs. Reine CO_2 sistirte das Wachsthum der Hyphen in 24 Stunden. Gasmischungen, welche 10—30 % CO_2 enthielten, konnten weder das Wachthum der Hyphen, noch die Fähigkeit, Sporangien zu entwickeln, unterdrücken.

Bei einem Gehalt von mehr als 30 % CO_2 wurde das Wachsthum der Hyphen sistirt. Es trat jedoch nach Ersetzung des Gases durch Luft wieder in normaler Intensität ein. Hohe Procente der CO_2 riefen Anschwellungen an den Enden der ausgekeimten Fäden hervor. Die letzteren wuchsen nicht in die Länge, waren jedoch im Stande, in normaler Luft weiter zu wachsen. Die Hefe vermochte in reiner Kohlensäure nicht zu wachsen, die indessen die Zellen nicht tödtete, da sie sich in Luft normal weiter entwickeln konnten.

Die vorstehenden Angaben sind zum Theil widersprechend, zum Theil lückenhaft, so dass eine erneute Untersuchung des Einflusses der CO_2 auf das Wachsthum geboten erschien.

---

1) Frankland, Ueber den Einfluss der Kohlensäure und anderer Gase auf die Entwickelungsthätigkeit der Mikroorganismen. Zeitschr. f. Hyg., Bd. 6 pag. 13.

2) Freudenreich, Beihefte zum bot. Centralblatt Bd. 4, 1894, pag. 457.

3) Lopriore, Ueber die Einwirkung der CO_2 auf das Protoplasma. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. 28, 1895, pag. 621.

Ich habe mithin folgende Fragen zu lösen versucht. Zunächst galt es, den optimalen Gehalt der CO_2 für das Wachsthum festzustellen, denn nach Pfeffer[1]) ist es noch nicht sicher, bei welchem CO_2-Gehalt das üppigste Gedeihen erreicht wird. Ausserdem musste derjenige Gehalt von CO_2 ermittelt werden, welcher zur Sistirung des Wachsthums nöthig ist. Dann war die Nachwirkung, welche durch das Kohlendioxyd hervorgerufen wird, zu studiren, sowie die Zeit zu präzisiren, innerhalb welcher bei verschiedenen Procenten des Gases der Tod der Pflanzen eintrat. Schliesslich war es wünschenswerth, genauer die Wirkung der CO_2 mit Rücksicht auf die Keimung der Sporen, das Wachsthum der gekeimten Sporen, sowie die Fructification zu untersuchen.

II. Beschreibung des Apparates.

Um Gasgemische mit verschiedenem Gehalt an CO_2 herzustellen, wurde folgender Apparat benutzt, der seinen Zweck in jeder Hinsicht

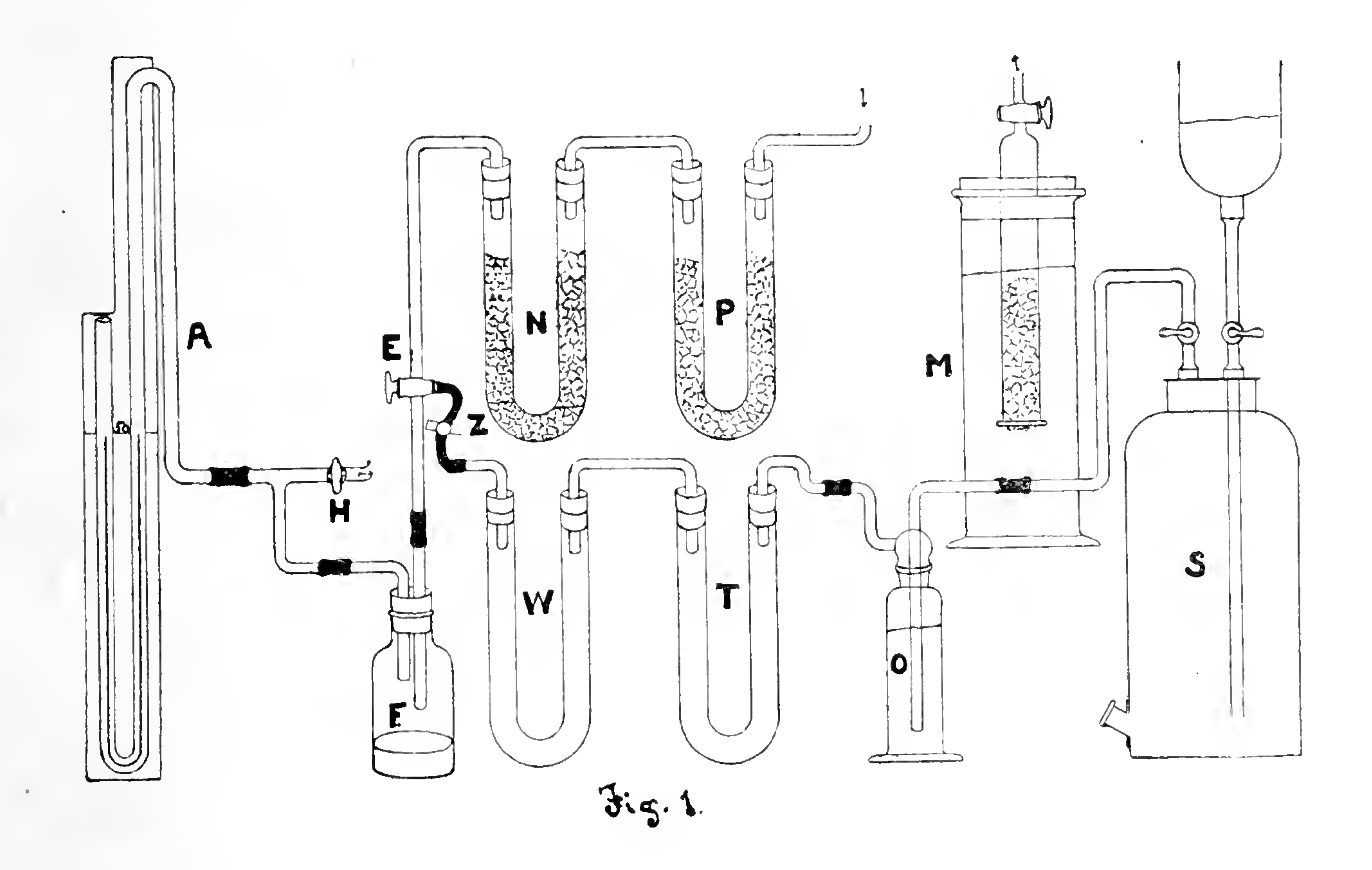


Fig. 1.

erfüllte. Der Apparat (Fig. 1) besteht aus einem Capillar-Quecksilber-Manometer *A*, hinter welchem eine Millimeter-Scala auf Papier angebracht ist. Mit dem Manometer war durch einen dicken Gummischlauch eine capillare T-Röhre verbunden, deren einer Schenkel einen Glashahn *H* trug und zu der Wasserstrahlluftpumpe führte und deren

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Bd. I, 1897, pag. 316.

anderer Schenkel in directer Verbindung mit dem Gefäss *F* stand, in welchem die Gasmischung hergestellt werden sollte. Die Kohlensäure wurde durch Einwirkung von reiner, verdünnter Salzsäure auf Marmor in einem gewöhnlichen Kohlensäureerzeuger *M* entwickelt, welcher mit zwei U-Röhren *N* und *P* verbunden war. Diese enthielten Bimssteinstücke, getränkt mit einer Lösung von Natriumbicarbonat, und dienten dazu, das entweichende Gas von Salzsäure zu befreien. Mit der U-Röhre *N* stand eine zwei Mal rechtwinklig gebogene Glasröhre in Verbindung, welche den Dreiweghahn *E* trug, der seinerseits ebenfalls mit dem Gefäss *F* verbunden war. Der Sauerstoff wurde aus dem Gasometer *S* zugeführt, welcher mit der Waschflasche *O* zusammenhing. Diese enthielt sterilisirtes Wasser und diente dazu, nicht allein das Gas zu waschen, sondern auch die Schnelligkeit des Gasstromes anzuzeigen. Die Waschflasche stand mit zwei U-Röhren *W* und *T* in Verbindung, die sterilisirte Baumwolle enthielten und die Infection des Culturmediums verhüten sollten. Die U-Röhre *W* war mit dem Dreiweghahn *E* mittelst eines dicken Gummischlauches, welcher durch die Klammer *Z* geschlossen werden konnte, verbunden. Der Sauerstoff wurde aus den im Handel käuflichen mit comprimirtem Sauerstoff gefüllten Stahlcylindern entnommen.

III. Methode der Benutzung des Apparates.

Die Flasche *F* oder allgemeiner das Gefäss, in welchem die Gasmischung hergestellt werden sollte, wurde mittelst dicken Gummischlauches an das T-Rohr *H* und an den Dreiweghahn *E* angeschlossen. Die Klammer *Z* wurde geschlossen, nachdem der Hahn *E* so gedreht war, dass der Zugang zum Kohlensäuregas geschlossen, derjenige zum Sauerstoffgas geöffnet war. Der Hahn *H* wurde dann geöffnet, die Pumpe in Gang gesetzt und die Flasche soweit als möglich evacuirt. Dann wurde der Hahn *H* geschlossen, und da der Hahn *E* bereits in der Richtung nach der Sauerstoffquelle offen war, war es nur nöthig, die Klammer *Z*, welche den Eintritt des Sauerstoffes gestattete, zu öffnen. Dieser strömte so lange ein, bis die beiden Quecksilbersäulen auf 50 standen und somit Normaldruck erreicht war. Dann wurde die Flasche wiederum evacuirt und von neuem mit Sauerstoff gefüllt. Wir haben nunmehr die Flasche *F* mit Sauerstoff bei normalem Druck gefüllt und wünschen eine bestimmte Mischung von Kohlensäure und Sauerstoff. Dabei müssen verschiedene Factoren beachtet werden, nämlich der Barometerstand, die Temperatur und

die Wassertension, da die Experimente stets in Gegenwart von Wasser ausgeführt werden. Die Correction des Barometerstandes würde sein der Barometerstand bei einer bestimmten Temperatur minus die Wassertension bei derselben Temperatur. Um dann die gewünschte Gasmischung herzustellen, ist es nur nöthig, die mit Sauerstoff gefüllte Flasche bis zu derjenigen Barometerhöhe auszupumpen, die dem gewünschten Procent der Kohlensäure entspricht. Zum Beispiel wenn man eine Gasmischung von 50 % Kohlensäure und 50 % Sauerstoff zu haben wünscht, evacuirt man die mit Sauerstoff gefüllte Flasche bis zu 50 % des corrigirten Barometerstandes und lässt dann Kohlensäure bis zum normalen Druck einströmen. Dies wird erreicht durch Schliessen der Klammer Z, Oeffnen des Hahnes H, Auspumpen bis zu der gewünschten Höhe, Schliessen von H und Oeffnen von E in der Richtung der Kohlensäurequelle.

Es stellte sich heraus, dass man gleichzeitig nur eine Flasche mit dem Gasgemisch füllen kann, da, wenn man mehrere hinter einander geschaltete Flaschen in der oben angegebenen Weise füllt, die Gasmischung in der mit dem Manometer verbundenen Flasche sich als nahezu reiner Sauerstoff erweist, während die mit der Kohlensäurequelle verbundene nahezu reine Kohlensäure enthält. Das lag daran, dass die Zeit der Füllung so kurz war, dass die Gase nicht rasch genug in den engen Verbindungsstücken diffundiren konnten und so keine homogene Mischung erzielt wurde.

IV. Gasanalyse.

Die Gasanalysen wurden aus zweierlei Gründen ausgeführt: erstens um die Reinheit der verwandten Gase zu prüfen, und zweitens durch genaue Ermittelung der procentischen Zusammensetzung des Gasgemisches in der Flasche die Zuverläsigkeit des Apparates, mit dem die Gasmischungen hergestellt waren, zu controliren.

Für solche Analysen wurde der Apparat von Bonnier und Maugin[1]) benutzt. Die Kohlensäure wurde in der üblichen Weise durch eine 10proc. KOH-Lösung, Sauerstoff durch eine alkalische Lösung von Pyrogallussäure bestimmt.

Eine Probe Kohlensäure, welche direct aus der zweiten U-Röhre nach Waschung durch die beiden $NaHCO_3$-haltigen Röhren genommen wurde, ergab bei der Analyse 99,8 % CO_2, war somit für unseren

1) Bonnier et L. Maugin, Nouvel appareil d'analyses de gaz. Revue Générale de Botanique, tome III, 1891, pag. 97.

Zweck rein genug. Eine direct aus dem Apparat genommene Probe Sauerstoff ergab bei der Analyse 94 % Sauerstoff. Der Rest war Stickstoff. Das stimmt ziemlich genau mit der Analyse des im Handel käuflichen comprimirten Sauerstoffes überein, der thatsächlich 6—7 % Stickstoff enthält. Kohlensäure wurde in dem Sauerstoff nicht gefunden.

Um die Genauigkeit des Apparates zu erproben und die thatsächliche Zusammensetzung des Gasgemisches in der Flasche festzustellen, wurde eine Anzahl von Gasgemischen nach der oben beschriebenen Methode hergestellt. Diese liess man vor der Analyse wenigstens eine Stunde lang stehen, so dass eine gut gemischte Probe entnommen werden konnte. Die ersten zwei oder drei Proben mussten verworfen werden, da sie direct aus der Röhre in der Flasche stammten, wo die Diffusion noch nicht so vollständig war, um eine gleichmässige Mischung zu garantiren. Eine Mischung, welche 20 % Kohlensäure und 80 % Sauerstoff enthalten sollte, setzte sich bei der Analyse aus 19,88 % CO_2 und 80,12 % O_2 zusammen. Dieses Experiment wurde wiederholt, und beim zweiten Male ergab die Analyse 19,78 % CO_2 und 80,22 % O_2. Eine weitere Mischung, welche gleiche Theile CO_2 und O_2 enthalten sollte, zeigte das erste Mal 50,3 % CO_2, das zweite Mal 49,8 %. Somit war die Zuverlässigkeit des Apparates hinlänglich geprüft. Es mag hier hinzugefügt werden, dass bei dem Gasanalysator die Fehlergrenze zu 0,5 % angenommen wurde.

V. Pilze.

a) In Flaschenculturen.

Die Experimente über das Wachsthum der Pilze bei verschiedenem CO_2-Gehalt wurden folgendermaassen angestellt.

Starkwandige Flaschen (*F* in Fig. 1) von 250 cm Inhalt wurden mit einem doppelt durchbohrten, gut passenden Gummistopfen geschlossen, welcher zwei Glasröhren aufnahm, von denen die eine rechtwinklig gebogen war und wenig in die Flasche hineinragte, die andere, gerade, bis dicht an die Oberfläche des Culturmediums reichte. Ausserdem waren die Glasröhren mit dicken Gummischlauchstücken versehen, mittelst welcher die Flasche an den Apparat angeschlossen werden konnte (s. Fig. 1 *F*).

Die Nährlösung hatte folgende Zusammensetzung:

KNO_3	0,1 %	NH_4NO_3	0,5 %
KH_2PO_4	0,1	Zucker	3,00
$MgSO_4$	0,1	$FeSO_4$	Spur

Dazu wurde noch 0,002 % $ZnSO_4$ hinzugesetzt, da, wie Richards[1]) gezeigt hat, der Zusatz von etwas Zinksulfat das Wachsthum der Pilze sehr günstig beeinflusst.

Von dieser Nährlösung wurden 25 ccm in jede Flasche gegeben und diese dann, nachdem sie fest durch die Gummistopfen geschlossen waren, eine halbe Stunde lang im Dampfsterilisator bei 100° C. sterilisirt.

Darauf wurde mittels einer ziemlich langen Platinnadel, welche durch die gerade Glasröhre eingeführt wurde, die Nährlösung mit Pilzsporen inficirt. Dazu wurden frische Sporen von auf feuchtem Brod cultivirten Pilzen verwandt.

Nachdem auf die oben angegebene Weise die Flasche mit der gewünschten Gasmischung gefüllt war, wurde sie dadurch, dass die Röhren abgeschmolzen oder aber in die Gummischläuche kurze Glasstäbe gesteckt wurden, geschlossen. Die Flaschen wurden dann in das Wärmezimmer gestellt und bei einer Temperatur gehalten, welche das Optimum für den betreffenden Pilz darstellte. Nachdem das Wachsthum 25 Tage hindurch controlirt war, wurde die Gasmischung durch Luft ersetzt. Der zu diesem Zweck gebrauchte Apparat bestand aus einem grossen Gasometer, der mit einer Waschflasche und zwei Baumwolle enthaltenden, vorher sterilisirten U-Röhren verbunden war.

Das Gas entwich am anderen Ende durch eine unter Wasser getauchte Glasröhre, um eine Infection zu verhüten. Die Luft strömte so lange durch die Flasche, bis eine Probe mit Kalkwasser keinen weissen Niederschlag mehr gab. Die Flaschen wurden dann wiederum in das Wärmezimmer gesetzt und das Wachsthum von Neuem beobachtet.

Experimentirt wurde mit folgenden Pilzen: Mucor stolonifer, Aspergillus niger und Penicillium glaucum. Für jede Gasmischung wurden zwei Culturen angesetzt und ausserdem zwei Controlculturen gemacht, von denen die eine einfach mit einem Wattebausch, die andere in der oben erwähnten Weise geschlossen wurde. Dies geschah, um zu sehen, ob durch den Abschluss der Flasche von der Zirkulation der Luft irgend eine Wirkung auf das Wachsthum der Pilze ausgeübt wurde.

Mucor stolonifer und Penicillium glaucum wurden bei 27° C.[2]), Aspergillus niger bei 31° C. cultivirt.

---

1) Richards, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 30, 1897, p. 665.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1. Aufl., Band 2, 1. Hälfte, pag. 87.

Die Untersuchung der Beziehung der Pilze zur Kohlensäure hatte die Aufgabe festzustellen:

1. die Wirkung des Gases auf die Keimung der Sporen,

2. die Wirkung des Gases auf das Wachsthum des Myceliums nach der Keimung der Sporen,

3. die Wirkung des Gases auf die Produktion der Sporen.

Die Controlculturen aller drei Pilze zeigten keine Unterschiede, einerlei, ob die Flaschen mit der freien Luft communicirten oder auf dieselbe Weise wie in den Experimenten verschlossen waren.

Was die erste Frage anbetrifft, so zeigte sich bei den drei Pilzen eine deutliche Verschiedenheit in dem Einfluss des Gases. Die Sporen von Mucor stolonifer waren bei 50 % Kohlensäure keimfähig, während diejenigen von Aspergillus und Penicillium noch bei 90 % Kohlensäure keimten. Auch die zur Keimung erforderliche Zeit war verschieden nach Maassgabe des procentischen Gehaltes. Bei Mucor stolonifer keimten die Sporen in 30 % CO_2 nach der gewöhnlichen Zeit, nämlich nach 24 Stunden, während in 40 % die Keimung erst am 17. Tage begann, und bei 50 % erst am 25. In 60 % war die Keimung vollständig unterdrückt.

Die Sporen von Aspergillus niger keimten alle binnen 24 Stunden in Gasgemischen, die bis 40 % CO_2 enthielten. Bei Aufenthalt in 50 % war die erforderliche Zeit 48 Stunden. Erst 90 % CO_2 liessen eine merkliche Verzögerung erkennen, die Sporen keimten erst nach fünf Tagen. Etwas langsamer war die Keimung der Penicillium-Sporen, welche bis zu 50 % CO_2-Gehalt innerhalb 48 Stunden, von 60—80 % in 72 Stunden keimten. Eine sehr erhebliche Verzögerung trat erst bei 90 % CO_2 ein; hier keimten die Sporen nach 25 Tagen. In reiner Kohlensäure vermochten die Sporen aller drei Pilze nicht zu keimen.

Es mag noch hinzugefügt werden, dass nicht alle Sporen in den Gasmischungen von höherem CO_2-Gehalt auskeimten. Die Zahl der auskeimenden Sporen nahm mit wachsendem CO_2-Gehalt allmählich ab.

Die zweite Frage kann in folgender Weise beantwortet werden. Die Hyphen von Mucor wuchsen sehr langsam in 30 % CO_2. In 40 % war das Wachsthum nach den ersten zwei oder drei Tagen sistirt. Bei 50 % konnte keine Beobachtung gemacht werden, da ja die Keimung erst nach 25 Tagen stattfand. Das Wachsthum von Mucor wurde ausserdem in einer feuchten Kammer unter dem Mikroskop verfolgt, worüber weiterhin berichtet werden soll.

Die Hyphen von Aspergillus niger zeigten eine Wachsthumshemmung, welche mit wachsendem Kohlensäuregehalt grösser wurde, so dass bei 80 % das Wachsthum der Fäden sistirt war. Penicillium verhielt sich ähnlich wie Aspergillus; 80 % CO_2 verzögerte oder sistirte das Wachsthum. Mucor wurde in seinem Wachsthum aber schon bei viel niedrigerem Kohlensäuregehalt gehemmt, während die beiden anderen Pilze viel mehr aushalten konnten. Immerhin war auch bei ihnen bei mittlerem Kohlensäuregehalt eine ausgeprägte Hemmung vorhanden. So z. B. zeigte Aspergillus bei 20 % eine schwächere Entwickelung der Pilzdecke, die nur ungefähr halb so gross war als bei normalen Culturen. Bei 30 % war die Pilzdecke etwa ebenso gross wie bei 20 %, bei 40 % war sie 1/3, bei 50 % ungefähr 1/5 und bei 60 % ungefähr 1/8 der normalen Entwickelung.

Was dann schliesslich die dritte Frage anbelangt, so fand keine Bildung von Sporen bei Mucor stol. statt, wenn die Gasmischung mehr als 10 % CO_2 enthielt. Apergillus zeigte noch Sporenbildung bei 30 % und war bis zu 70 % im Stande, Sporangienträger zu bilden, die jedoch niemals reife Sporangien trugen. Zwischen 80 und 90 % waren auch keine Sporangienträger zu beobachten. Penicillium producirte Sporen bis zu 50 % CO_2, bei 60 % konnten keine Sporen mehr beobachtet werden.

Was die Zeit anbetrifft, innerhalb welcher die Sporen auftreten, so zeigten sich bei Mucor die Sporen erst nach 9 Tagen in 10 %, während sie in den Controlculturen bereits nach zwei Tagen erschienen. Auch bei Penicillium und Aspergillus konnte ich eine markante Verzögerung der Sporenbildung bemerken, welche mit steigendem CO_2-Gehalt anwuchs. Sie war besonders ausgeprägt bei Penicillium, wo bei 10 % fünf Tage, bei 30 % hingegen schon 15 Tage zur Produktion der Sporen nöthig waren.

Es bleibt uns noch übrig, das Wachsthum der ungekeimten Sporen und der Hyphen, soweit es bei bestimmtem CO_2-Gehalt sistirt oder gehemmt war, nach Ersetzung der Kohlensäure durch Luft zu untersuchen. In allen Fällen, wo die Sporen unausgekeimt geblieben waren, trat Keimung ein und das Wachsthum ging normal weiter, auch Sporen wurden gebildet. Das Wachsthum der Hyphen wurde ebenfalls wieder aufgenommen, bei Mucor erst nach längerer Zeit. Diese Hyphen waren auch noch fähig, Sporen zu bilden. Die bei Aspergillus in 40 % CO_2 unentwickelt bleibenden Sporangien kamen zur Reife und entwickelten normale Sporen.

Um zu sehen, ob die Sporen einer länger dauernden Einwirkung von reiner CO_2 widerstehen konnten, wurden Culturen angesetzt, die ganz besonders gut geschlossen waren. Diese liess man vier Monate lang bei der vorher angegebenen Temperatur stehen. Nach Ablauf dieser Zeit wurde das Gas durch Luft ersetzt und das Resultat notirt. In allen Fällen keimten die Sporen aus und die Entwickelung ging bis zur Erzeugung von Sporen normal von statten.

Da das Gasgemisch aus Kohlensäure und Sauerstoff bestand, erhebt sich naturgemäss die Frage, ob der oben besprochene Effect allein auf die Kohlensäure oder auf die vereinte Wirkung von Kohlensäure und Sauerstoff zurückzuführen ist. Diese Frage lässt sich wohl dahin beantworten, dass wahrscheinlich der Effect ausschliesslich der Kohlensäure zuzuschreiben ist. Denn Jentys[1]) fand, dass Phycomyces nitens genau so gut in reinem Sauerstoff als in Luft wuchs und dass bei 60 % O_2 sogar ein etwas beschleunigtes Wachsthum stattfand[2]).

Auf der anderen Seite wäre es auch möglich, dass ein Theil der starken hemmenden Wirkung bei sehr hohem CO_2-Gehalt auf die Rechnung des Sauerstoffmangels zu schreiben ist. Dies könnte jedoch höchstens zwischen 90 und 100 % zutreffen, da nach Stich[3]) die untere Sauerstoffgrenze wenigstens für höhere Pflanzen bei 5—8 % Sauerstoff liegt. Ausserdem ist zu berücksichtigen, dass durch die Athmung ebenfalls der Sauerstoffgehalt verringert wird, so dass er bei hohem CO_2-Procent allmählich unter die minimale Grenze sinkt. Wir müssen also sagen, dass die Schädigung des sehr hohen Kohlensäuregehaltes zum Theil auch auf Sauerstoffmangel neben der specifischen Giftwirkung zurückzuführen ist. Die Widerstandsfähigkeit der Sporen gegen hohen CO_2-Gehalt oder reine CO_2 könnte vielleicht dadurch aufgehoben werden, dass die Gasmischungen, resp. die reine CO_2 unter Druck zur Anwendung käme. In dieser Richtung habe ich indes keine Versuche angestellt.

---

1) Jentys, Untersuchung. des Tübinger Inst., Bd. II, 1885, pag. 457.

2) Die Litteratur über diesen Gegenstand findet man bei Pfeffer, Pflanzenphys. 2. Aufl., Bd. I, 1897, pag. 548.

3) Stich, Flora 1891, pag. 1.

Tabelle 1. — Aspergillus niger.

Temperatur = 31° C. + bedeutet ja; — bedeutet nein.

% CO_2	Zeit, nach welcher die Sporen keimten	Zeit, nach welcher die Sporen gebildet wurden	Wachsthum der Hyphen in CO_2	Wachsthum der Hyphen resp. Keimung der Sporen nach Uebertragung in Luft	Fructification nach Uebertragung in Luft	
Control	24 Stdn.	2 Tage				
10	24 „	3 „	+	+	+	
20	24 „	4 „	+	+	+	
30	24 „	4 „	+	+	+	
40	24 „	(4 „) *)	+	+	+	
50	48 „	(4 „) *)	+	+	+	*) Es wurden nur Sporangienträger mit weissen und unentwickelten Sporen gebildet.
60	72 „	(6 „) *)	+	+	+	
70	72 „	—	+	+	+	
80	72 „	—	—	+	+	
90	5 Tage	—	—	+	+	
100	—	—	—	+ Keimung und Wachsthum	+	

Tabelle 2. — Penicillium glaucum.

Temperatur = 27° C. + bedeutet ja; — bedeutet nein.

% CO_2	Zeit, nach welcher die Sporen keimten	Zeit, nach welcher Sporen gebildet wurden	Wachsthum der Hyphen in CO_2	Wachsthum der Hyphen resp. Keimung der Sporen nach Uebertragung in Luft	Fructification nach Uebertragung in Luft
Control	24 Stdn.	3 Tage			
10	48 „	5 „	+	+	+
20	48 „	7 „	+	+	+
30	48 „	15 „	+	+	+
40	48 „	15 „	+	+	+
50	48 „	—	+	+	+
60	72 „	—	+	+	+
70	72 „	—	+	+	+
80	72 „	—	—	+	+
90	25 Tage	—	—	+	+
100	—	—	—	+ Keimung und Wachsthum	+

Tabelle 3. — Mucor stolonifer.

Temperatur = 27° C. + bedeutet ja, — bedeutet nein.

% CO_2	Zeit, nach welcher die Sporen keimten	Zeit, nach welcher Sporen gebildet wurden	Wachsthum der Hyphen in CO_2	Wachsthum der Hyphen resp. Keimung der Sporen nach Uebertragung in Luft	Fructification nach Uebertragung in Luft
Control	24 Stdn.	2 Tage			
10	24 "	9 "	+	+	+
20	24 "	—	+	+	+
30	24 "	—	+	+	+
40	17 Tage	—	+ 2 od. 3 Hyphen wuchsen	+ Keimung u. Wachsthum	+
50	25 "	—	—	+ "	+
60	—	—	—	+ "	+
70	—	—	—	+ "	+
80	—	—	—	+ "	+
90	—	—	—	+ "	+
100	—	—	—	+ "	+

b) In der feuchten Kammer.

Die Experimente wurden so angestellt, dass eine Mischung von CO_2 und O_2 durch eine Gaskammer geleitet wurde, welche die Pilzcultur in einem Hängetropfen enthielt.

Um die Sporen so auf dem Deckgläschen zu befestigen, dass sich ihre Lage während der Beobachtung nicht verändern konnte, wurden kleine Stückchen Faden mit Schellack auf das Deckglas geklebt und die Sporen auf dem Faden ausgesät. Dabei bleiben genug an den Fäden haften, so dass nach der Keimung das eine Ende des Keimfadens fixirt war. Ausserdem wurde dafür Sorge getragen, dass sich nur ein paar Sporen auf dem Faden befanden. Die Gaskammern wurden mit einer ½ proc. Lösung von Formaldehyd sterilisirt, die nachher durch sterilisirtes Wasser sorgfältig ausgewaschen wurde. Die Deckgläschen wurden in der Flamme sterilisirt. Es war nöthig, in die Kammer feuchte Stückchen von Fliesspapier zu thun, um ein Austrocknen des Tropfens durch den Gasstrom zu verhüten. Die Sporen wurden mittelst einer Platinnadel in den Tropfen der sterilisirten Nährlösung, der mit einer sterilen Pipette auf das Deckglas gebracht war, ausgesät. Das letztere wurde mittelst Vaseline auf die Oeffnung der Glaskammer aufgepasst.

Als Nährlösung wurde folgende verwandt:

Pepton 1 %, Fleischextrakt 1 %, Zucker 4 %.

Wenn die Aussaat des Abends um 7 Uhr erfolgt war, war bei 27° C. die Cultur am folgenden Morgen um 9 Uhr zum Gebrauch fertig, d. h. die Keimschläuche hatten die gewünschte Länge erreicht. Zunächst wurde das normale Wachsthum gemessen und zwar mittelst eines Mikrometers, dessen Scaleneinheit bei der betreffenden Vergrösserung einen Werth von 4,5 μ darstellt.

Das durchschnittliche Wachsthum in einer Minute war 8,1 μ, ein Werth, der ungefähr dem von Büchner[1]) für denselben Pilz gefundenen entspricht.

Die Gasmischung wurde in einem Gasometer über Wasser in der Weise hergestellt, dass er zunächst theilweise mit CO_2 angefüllt und dann so lange stehen gelassen wurde, bis sich das Wasser mit CO_2 gesättigt hatte. Darauf wurde O_2 hinein geleitet.

Da jedoch die Gasmischung nicht constant blieb, liess ich dieselbe einige Zeit bei derselben Temperatur, bei welcher ich die Experimente ausführte, stehen und analysirte dann während eines jeden Experimentes.

Ich liess die Gasmischung in mässigem Strome durch den Apparat gehen und notirte die Zeit, innerhalb welcher das Wachsthum des Fadens zum Stillstand kam.

Nachdem ich darauf den Gasstrom noch 30 Minuten hatte weiter passiren lassen, ersetzte ich das Kohlensäuregemisch durch Luft, indem ich dieselbe so lange durchströmen liess, bis alle Kohlensäure entfernt war. Dann wurde die Zeit notirt, nach welcher von neuem Wachsthum auftrat, indem ich von dem Augenblicke an rechnete, wo Luft einströmte.

Tabelle 4. Mucor stolonifer.

Temperatur = 26,5° C.

Expt.	% CO_2	Wachsthum in Luft	Zeit, nach welcher das Wachsthum in dem CO_2-gemisch aufhörte	Zeit, nach welcher das Wachsthum wieder begann, nach Uebertragung in Luft
1	32.8	10.8 μ	20 Min.	30 Min.
2	49.5	6.1 μ	10 Min.	60 Min.
3	62.0	9.0 μ	10 Min.	60 Min.
4	75.0	6.4 μ	10 Min.	2 Stdn.

Aus Tabelle 4 ist zu ersehen, dass bei 32 und mehr Procent CO_2 das Wachsthum allmählich, und zwar bei höherem CO_2-Gehalt

1) Büchner, Zuwachsgrössen und Wachsthumsgeschwindigkeiten bei Pflanzen (Leipzig 1901) pag. 19.

schneller, erlischt. Fäden, welche sich in einer Atmosphäre befanden, die weniger als 32 % enthielt, wuchsen zwar weiter, zeigten jedoch eine etwas geringere Wachsthumsgeschwindigkeit, als normale Fäden. Das Aufhören des Wachsthums bei 32 % CO_2 nach 20 Minuten stimmt gut mit dem Resultat überein, welches ich bei den Flaschenculturen von Mucor erhielt, und controlirt gleichzeitig die frühere Beobachtung. Ich fand dort, dass das Wachsthum bei 30—40 % CO_2 aufhörte (s. Tabelle 3).

Die Resultate, die ich bei höherem Kohlensäuregehalt erhielt, stimmen insofern mit den früheren überein, als die Fäden durch CO_2 nicht getödtet werden und nach Uebertragung in Luft weiter wuchsen.

Bei 32 % CO_2 fand ich, dass die Endzellen der Fäden durch das Gas nicht geschädigt waren, sondern nach 30 Minuten weiter wuchsen und kurze Zeit darauf normale Wachsthumsgeschwindigkeit erreichten. Bei höherem CO_2-Gehalt wurden die Endzellen der Fäden so geschädigt, dass sie nach Uebertragung in Luft überhaupt nicht weiter wuchsen. Sie producirten jedoch an den älteren Theilen Seitenzweige. Diese wurden gebildet und wuchsen weiter nach dem Aufenthalt in 49—62 % CO_2 innerhalb 60 Min., nach dem Aufenthalt in 75 % jedoch erst nach zwei Stunden. Bald erreichten sie dann normales Wachsthum. Wir finden also, dass Kohlensäure innerhalb der Versuchszeit die Fäden nicht tödtet, sondern dass von 32 % CO_2 an nur eine Hemmung des Wachsthums eintritt.

VI. Einfluss der Kohlensäure auf Wurzeln und Sprosse.

Für diese Experimente wurde folgender Apparat gebraucht: Eine weite tubulirte Glasglocke von ungefähr zwei Liter Rauminhalt wurde oben mit einem doppelt durchbohrten Gummistopfen geschlossen, welcher zwei rechtwinklig gebogene, einen einfachen Glashahn tragende Glasröhren aufnahm. Die Glasglocken konnten mittelst Vaseline luftdicht auf eine matt geschliffene Glasplatte aufgesetzt und diese in eine flache Porzellanschale gestellt werden. Wurde dann diese mit Wasser angefüllt, so war ein vollkommen dichter Abschluss erreicht. (Vgl. Fig. 66 in Pfeffer's Pflanzenphysiologie II. Aufl., Bd. I pag. 542.)

Um die Gasmischung in möglichst innigen Contact mit den Wurzeln kommen zu lassen, war es nöthig, die Pflanzen in einem Medium und in einem Gefäss zu cultiviren, welches dem Gas eine freie Circulation gestattete. Zu dem Zweck wurde von einem Cylinderglase

mittlerer Grösse der Boden abgesprengt und über die Oeffnung ein Stück Gaze gespannt. Das Gefäss wurde auf einem Dreifuss von Eisendraht befestigt. Diese Gefässe wurden unter die Glasglocke gestellt.

Das Culturmedium war loses Sägemehl.

Die Gasmischung wurde in ähnlicher Weise wie in den früheren Experimenten hergestellt, nur war es in diesem Fall nicht nöthig, die Glasglocke ganz zu evacuiren, da die Experimente immer in einer Atmosphäre ausgeführt wurden, die neben dem gewünschten CO_2-Gehalt normalen O_2-Gehalt, nämlich ungefähr 20 %, besassen. Der Rest war Stickstoff.

Es wurde soweit evacuirt, wie es nöthig war, um den gewünschten Gehalt an Kohlensäure und Sauerstoff herzustellen. Um die Veränderung zu eliminiren, die durch die Assimilation verursacht wird, wurden alle Experimente im Dunkeln ausgeführt. Die Athmung konnte natürlich nicht vermieden werden. Da jedoch die Glasglocken 2000 bis 2500 ccm Inhalt besassen und eine beschränkte Zahl von Pflanzen zum Experiment dienten, wurde die Zusammensetzung des Gasgemisches in der Versuchszeit nicht erheblich geändert.

Die Pflanzen wurden zuerst gemessen, dann in das Gasgemisch gebracht, dort die gewünschte Zeit gelassen und dann wiederum gemessen. Darauf wurden sie in eine feuchte Kammer bei derselben Temperatur und ebenfalls im Dunkeln weiter cultivirt und das Wachsthum alle 24 Stunden bestimmt.

Gewöhnlich ist in den folgenden Tabellen der Zuwachs während 24 Stunden angegeben; nur bei den Wurzeln ist das Gesammtwachsthum verzeichnet, welches vom Beginn des Versuchs ab nach 24, 48 etc. Stunden gefunden wurde. Die Zahlen stellen den Durchschnitt von Messungen an 10—12 Pflanzen dar.

a) Wurzeln.

Samen von „Pisum sativum“ und „Vicia sativa“ wurden nach Quellung in Wasser in Sägemehl gepflanzt, und zwar so, dass sich die Wurzeln ganz gerade entwickeln konnten. Solche Wurzeln, welche 1,5—2 cm lang waren, wurden mit chinesischer Tusche 10 mm von der Wurzelspitze markirt, dann in die Gefässe gepflanzt und diese in die CO_2-Atmosphäre gebracht.

Ausser der Wirkung von CO_2 auf die Hauptwurzel wurde noch die Entwickelung des jungen Sprosses sowie der Seitenwurzeln beobachtet.

Tabelle 5. — Pisum sativum.

Temperatur = 26.5° C. — S.W. Seitenwurzeln.

% CO_2	Wachsthum der Wurzel in Millimetern während							Nach vorheriger Einwirkung von CO_2 während															
								24				48				72				96 Stdn.			
								späteres Wachsthum in Luft nach															
	24	40	48	72	96	120	144 Std.	24	48	72	96	24	48	72	96	24	48	72	96	24	48	72	96
Control	30	—	60.0 S.W.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	34.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	33.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	33.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	27.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	22.3	—	32.8	57 S.W.	62	—	—	42 S.W.	68	—	—	52 S.W.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
12	23.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	17.6	—	27.0	47	67.8 S.W.	—	—	36.2	65 S.W.	—	—	47 S.W.	—	—	—	63.2 S.W.	—	—	—	—	—	—	—
20	12.2	—	15.0	24.0	29.0	—	—	33	53.5 S.W.	—	—	27.5	52 S.W.	—	—	33	40 S.W.	—	40 S.W.	—	—	—	—
25	3.0	—	7.0	6.3	9.8	—	—	16.5	30 S.W.	50	—	19.2	44 S.W.	63.6	—	11.0	15.0 S.W.	18.0	—	15 S.W.	20	—	—
30	3.0	—	4.0	3.5	3.9	—	todt	13.9	30.5 S.W.	59	—	12.3	26.5	52 S.W.	—	—	—	20.9 S.W.	37.2	5.6	7.6	11.2 S.W.	15.5
35	2.0	—	2.2	2.2	2.2	todt	—	10	24	43.2 S.W.	—	9.7	21.2	49.6 S.W.	—	—	—	12.3	30.3 S.W.	todt	—	—	—
40	2.0	—	2.0	2.5	todt	—	—	9.2	21 S.W.	36	45	10.1	21.2	38 S.W.	49	todt	—	—	—	—	—	—	—
80	2.0	todt	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle 6. — Vicia sativa.

Temperatur = 26.5° C. — S.W. Seitenwurzeln.

% CO_2	Wachsthum der Wurzel in Millimetern während						Nach vorheriger Einwirkung von CO_2 während 24 — späteres Wachsthum in Luft nach				48				72				96 Std.			
	24	48	72	96	120	144 Std.	24	48	72	96	24	48	72	96	24	48	72	96	24	48	72	96
Control	30	55.1 S.W.	74.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	31	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	30.57	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	29.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	29.06	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	27.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	25.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	22.5	—	—	—	—	—	42.5 S.W.	65	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
15	22.5	—	42 S.W.	—	—	—	50 S.W.	70	—	—	60	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	12.2	27.5	—	—	—	—	28.7	50 S.W.	—	—	40 S.W.	60	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	9.8	18.4	24.4	32.0	33.4	—	30 S.W.	55	—	—	33 S.W.	60	—	—	32.3 S.W.	40.1	56.0	—	36 S.W.	44.5	54.4	—
30	3.0	9.0	15	13.0	—	todt	23	53 S.W.	—	—	22.4 S.W.	55.0	—	—	23.1 S.W.	35	51	—	15 S.W.	20.2	30	40
35	2.0	3.0	3.0	3.0	todt	—	9.2	28 S.W.	46	—	9.5	28 S.W.	43.7	—	9.0	21 S.W.	32	42	8.4 S.W.	12.8	21	39
40	2.0	2.0	todt	—	—	—	4.1	12.1	34.5 S.W.	47.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50	—	todt	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
80	todt	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Ausserdem wurde die Nachwirkung von CO_2 auf die Pflanze verfolgt. Die Beobachtungen finden sich in den vorstehenden Tabellen zusammengestellt, mit Ausnahme derjenigen an den jungen Sprossen, über welche späterhin summarisch berichtet werden soll.

Ein Blick auf die Tabellen 5 und 6 (s. vorstehend) lehrt, dass in 24 Stunden bei geringem Kohlensäuregehalt das Wachsthum der Hauptwurzel gegenüber dem normalen etwas beschleunigt ist, und zwar findet bei Pisum das maximale Wachsthum bei 2 % CO_2 statt. Von da ab nimmt es weiter ab, ist aber bei 4 % noch etwas intensiver als normal. Erst bei 5 % CO_2 wird eine leichte Verzögerung bemerklich.

Vicia zeigt maximales Wachsthum bei 1 % und Hemmung bei 3 % CO_2-Gehalt.

Die Wachsthumshemmung der Hauptwurzel in den ersten 24 Stunden wird mit steigendem CO_2-Gehalt grösser, bis schliesslich bei Pisum in 25 % und bei Vicia in 30 % das Wachsthum nur sehr gering ausfällt. Jedoch wird auch bei höherem Kohlensäuregehalt bis zu 80 % in den ersten 24 Stunden noch ein schwaches Wachsthum ausgeführt.

Bei einem CO_2-Gehalt von 10 % und mehr beginnt das Wachsthum der Hauptwurzel nach 24 Stunden langsamer zu werden. Der Zuwachs ist um so geringer, je höher der Gehalt an CO_2 ist. Bei Pisum war der Zuwachs in 25 % und bei Vicia in 30 % nur schwach und zeigte damit an, dass die Grenzen des Wachsthums beinahe erreicht waren.

Die Benachtheiligung, welche durch einen Kohlensäuregehalt bis zu 20 % hervorgerufen wurde, ist nicht bedeutend. Alle Theile der Pflanze sind noch wachsthumsfähig; die Würzelchen haben nach Uebertragung in Luft nach 48 Stunden ungefähr dieselbe Länge erreicht wie die der Controlpflanzen in derselben Zeit.

Bis zu 35 % war die Benachtheiligung ebenfalls nicht gross, wenn sich die Keimlinge nur 24 oder 48 Stunden in der CO_2-Atmosphäre befunden hatten. Immerhin ist das spätere Wachsthum verlangsamt. Die Wurzeln erreichen erst 72 Stunden nach ihrer Uebertragung in Luft normales Wachsthum.

Die Keimlinge wachsen normal weiter mit Ausnahme des jungen Erbsensprosses, welcher bei 48stündiger Einwirkung von 30 % CO_2 getödtet wird; doch darüber später.

Keimlinge, die in 40 % CO_2 24 Stunden lang gewesen waren, brauchten 96 Stunden, um zu normaler Länge heranzuwachsen. Nach 48stündiger Einwirkung zeigt sich eine deutliche Differenz zwischen den beiden Pflanzen: Pisum verhält sich ebenso wie nach vorheriger

24stündiger Einwirkung von 40 %, das Würzelchen von Vicia hingegen ist todt.

Sehr schädlich in Bezug auf das spätere Wachsthum wirkt erst eine 72—96stündige Einwirkung von 25—35 % CO_2; besonders das Würzelchen beider Pflanzen und der Spross von Pisum leiden.

Das Wachsthum der Wurzel von Pisum ist nach dem Aufenthalt in 25—30 % CO_2 sehr verlangsamt, denn sie wird nach der Uebertragung in Luft in 72—96 Stunden nur 18—30 mm lang. Während dieser Zeit wird die Länge der Hauptwurzel bald von den sich rasch entwickelnden Seitenwurzeln übertroffen, welche für ausreichende Ernährung der Pflanze sorgen würden, wenn nicht der Keimspross geschädigt wäre. Dieser ist jedoch nach 96stündiger Einwirkung von 25 % todt und bei 30 % bereits nach 48stündiger Einwirkung abgestorben. Normale Entwickelung kann also erst dann eintreten, wenn Adventivsprosse gebildet sind. Wenn 35 % 72 Stunden einwirken, ist etwa derselbe Effect zu verzeichnen, nach 96 Stunden sind jedoch Wurzel und Spross so sehr geschädigt, dass sie 24 Stunden nach ihrer Uebertragung in Luft abstarben. Seitenwurzeln wurden nicht gebildet. 40 % bringen innerhalb 72 Stunden dieselbe Wirkung hervor wie 35 % in 96 Stunden.

Vicia zeigt hingegen zwischen 25—35 % bei 72—96stündiger Einwirkung keine so grosse Schädigung als Pisum. Die Wurzeln wachsen nach 72—96stündiger Einwirkung von 25 % Kohlensäure in normaler Luft zu einer Länge von 55 mm, bei 72stündiger Einwirkung von 30 % CO_2 zu einer solchen von 51 mm heran. Nach 96stündiger Einwirkung von 30 % CO_2 und nach 72—96stündiger Einwirkung von 35 % CO_2 betrug das Wachsthum in Luft nur 40 mm.

Die Hauptwurzel gelangt jedoch nicht zu normaler Entwickelung, da die Seitenwurzeln bald nach Uebertragung in Luft gebildet werden und ihre Entwickelung bald die der Hauptwurzel übertrifft. Die Pflanze kann nunmehr normal weiter wachsen, da der Spross nicht getödtet ist.

Die Wurzel wird erst getödtet, wenn 40 % CO_2 48—72 Stunden gewirkt haben; da jedoch neue Seitenwurzeln nachher angelegt werden, ist eine, wenn auch erst allmählich sich einstellende, normale Entwickelung möglich. Der Spross ist nicht todt und erreicht nach 72 Stunden eine Länge von 16—25 mm.

Aus den vorstehenden Angaben kann der Schluss gezogen werden, dass die durch CO_2 hervorgerufene Schädigung bei 15—40 % nach 24—48stündiger Wirkungsdauer nicht erheblich und fatal ist, eine solche vielmehr erst bei längerer Einwirkung auftritt.

Was die Zeit anbetrifft, innerhalb welcher Wurzel und Keimspross getödtet werden, so fand ich, dass im Allgemeinen die Zeit mit der Zunahme der CO_2 verkürzt wird. So z. B. waren sowohl für Pisum wie für Vicia bei 30 % 144 Stunden, bei 35 % 120 Stunden, bei 40 % 96 Stunden (Pisum) resp. 72 Stunden (Vicia) erforderlich. Bei den höheren Procenten ist die Zeit viel kürzer; so sind bei 80 % die respectiven Werthe 40 und 48 Stunden.

Die ersten Entwickelungsstadien des Keimsprosses unter dem Einfluss von CO_2 mögen hier, da sie in der Tabelle nicht aufgenommen sind, mit ganz wenigen Worten skizzirt werden.

Der Keimspross einer Erbse erreicht in normaler Luft im Dunkeln in 48 Stunden eine Länge von 10 mm (gemessen ist das Hypocotyl). Bei 20 % CO_2 ist das Wachsthum gänzlich sistirt. Eine schädliche Wirkung äussert sich auf den jungen Keimspross nach 24—48stündiger Einwirkung von 10—25 % CO_2 noch nicht, bei 30—40 % erholt er sich erst etwas später, wenn das Gas nur einen Tag gewirkt hatte. Schon nach zweitägiger Einwirkung war jedoch dieser Procentgehalt tödtlich. Derselbe Effect zeigte sich auch schon bei 25 % nach 72 Stunden.

Wenn der Spross getödtet ist, können in dem Falle, dass die Wurzel noch erhalten bleibt, Seitensprosse gebildet werden.

Der Keimspross von Vicia ist viel widerstandsfähiger. In normaler Luft entwickelt sich das Hypocotyl im Dunkeln bei einer Temperatur von 26,5° C. zu einer Länge von 8,6 mm. In 10—30 % CO_2 vermag der Spross eben die Samenhülle zu durchbrechen; die dazu erforderliche Zeit wächst mit wachsendem CO_2-Gehalt. Die Zeit betrug z. B. in 20 % 24 Stunden, in 30 % CO_2 48 Stunden. In 35 % wird die Entwickelung sistirt. In allen Fällen, wo die Entwickelung in dem Gase unterblieb, sah ich dieselbe nach Uebertragung in Luft innerhalb 24 Stunden von neuem einsetzen. Getödtet wurde der Keim erst bei 48 % oder aber bei sehr langer Einwirkung von 30—40 %. Die Ursache, weshalb der Keim von Vicia so viel widerstandsfähiger ist als der von Pisum, liegt vielleicht zum Theil daran, dass er bei Vicia viel besser durch die Cotyledonen geschützt ist und infolge dessen zunächst nur eine geringe Quantität CO_2 in die Plumula gelangt.

Ganz kurz sei auch noch die Wirkung von CO_2 auf die Entwickelung der Seitenwurzeln zusammengefasst. An normalen Pflanzen von Pisum erscheinen dieselben nach 48 Stunden bei einer Temperatur von 26,5° C. In einer Atmosphäre von 10—15 % CO_2 dauert es 72 resp. 96 Stunden. Bei solchen Pflanzen, welche nur 1—2 Tage

in diesem Gasgemisch verweilt hatten, treten sie 24 Stunden nach Uebertragung in Luft auf. In 20 % CO_2 und mehr fand überhaupt keine Entwickelung von Seitenwurzeln statt; sie bildeten sich jedoch nachher in normaler Luft binnen 48 Stunden aus. Die Zeit war kürzer, nämlich nur 24 Stunden, wenn die Pflanzen 96 Stunden in 20 % CO_2 gewesen waren. Nach vorheriger Einwirkung von 30—40 % CO_2 dauerte es 72 Stunden, bis die Seitenwurzeln erschienen.

Vicia entwickelte normal Seitenwurzeln nach 48 Stunden, in 10—25 % CO_2 werden sie 24 Stunden nach der Uebertragung in Luft gebildet, bei vorheriger Einwirkung von 35 % und 40 % dauerte das 48 resp. 72 Stunden. Vollkommen unterdrückt ist die Entwickelung der Seitenwurzeln, so lange 25 % CO_2 gegenwärtig sind.

Die Nachwirkung auf die Bildung der Seitenwurzeln ist nicht sehr bedeutend, nur hohe Procente CO_2 verlangsamten ihre Anlage wesentlich. Wenn die Hauptwurzel getödtet ist, wird naturgemäss das Wachsthum der Seitenwurzeln beschleunigt. Sie bilden an der Basis eine dichte, buschige Masse, die besonders typisch für Vicia nach 48stündiger Wirkung von 50 % CO_2 und bei Pisum nach 96stündiger Wirkung von 25 % CO_2 zu beobachten ist.

b) Stengel.

Für diese Experimente wurden Keimlinge von Sinapis alba und Trifolium incarnatum benutzt, die bei 26,5° C. unter einer Glasglocke in feuchtem Sägemehl erzogen wurden; 2—2,5 cm lange Keimlinge wurden gemessen, und zwar wurde die Entfernung von dem Punkte, wo die Keimlinge aus dem Sägemehl hervorkamen, bis zu der Basis des Cotyledonen genommen und durch zwei Marken gekennzeichnet. Sie wurden dann in das Gasgemisch gebracht, die gewünschte Zeit im Dunkeln darin gelassen und dann von neuem gemessen. Das weitere Wachsthum unter normalen Bedingungen wurde alle 24 Stunden registrirt.

Auf Tabelle 7 und 8 (s. umstehend) ist zu sehen, dass ein beschleunigtes Wachsthum des Stengels ähnlich wie bei der Wurzel in 1—2 % stattfand. Sinapsis wuchs am besten bei 1 % CO_2 und zeigte erst Wachsthumsverlangsamung bei 3 % CO_2. Das Optimum für Trifolium war 2 % CO_2. Hier war der Abfall ein viel allmählicherer, da erst bei 10 % eine schwache Verzögerung des Wachsthums bemerklich wurde. Bei beiden Pflanzen tritt eine bemerkliche Hemmung erst bei 15 % CO_2 ein. Ein Kohlensäuregehalt zwischen 3 und 15 %

Tabelle 7. — Sinapis alba.

Temperatur = 26.5° C.

% CO_2	Wachsthum des Stengels in Millimetern während									Nach vorheriger Einwirkung von CO_2 während 24				48				72				96 Std.			
										späteres Wachsthum in Luft nach															
	24	40	48	72	96	120	144	168	196 Std.	24	48	72	96	24	48	72	96	24	48	72	96	24	48	72	96 Std.
Con-trol	11.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	18.4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	14.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	10.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	10.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	10.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	9.0	—	22.0	33.0	31.0	35.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10.0	—	—	—	—	—	—	—
15	4.0	—	7.0	7.0	8.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9.9	—	—	—	—	—	—	—
20	2.0	—	2.0	3.5	4.0	—	—	—	4.0 todt	4.4	8.5	—	—	3.0	5.0	8.0	—	7.0	5.0	5.6	4.0	3.7	3.5	2.0	5.2
25	2.0	—	1.0	1.0	1.0	1.0	—	todt	—																
30	1.0	—	2.0	2.0	2.0	2.0	todt	—	—																
40.	2.0	—	2.0	2.2	1.0	todt	—	—	—																
50	1.0	—	—	1.0 todt	—	—	—	—	—																
80	—	todt	—	—	—	—	—	—	—																

Da von 25% an die Wurzeln abstarben, konnten die Stengel erst dann wieder anfangen zu wachsen, nachdem neue adventive Wurzeln gebildet waren.

Tabelle 8. — Trifolium incarnatum.

Temperatur = 26.5° C.

% CO_2	Wachsthum des Stengels in Millimetern während								Nach vorheriger Einwirkung von CO_2 während 24					48					72					96 Std.				
									späteres Wachsthum in Luft nach																			
	24	48	72	96	120	144	168	192 Std.	24	48	72	96	120	24	48	72	96	120	24	48	72	96	120	24	48	72	96	120 Std.
1	14.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	14.6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	11.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	11.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	9.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	8.0	—	12.5	—	—	—	—	—	—	8.0	0	0	0	—	—	—	—	—	—	4.0	0	0	0	—	—	—	—	—
15	6.3	7.2	12.6	11.8	†11.0	—	—	—	3.6	2.3	0	0	0	2.5	2.0	0	0	*	3.2	0	0	todt	—	2.1	0	todt	—	—
20	5.5	4.0	4.0	—	—	—	—	—	5.0	4.6	1.6	0	0	4.0	2.4	0	todt	—	1.0	0	0	todt	—	—	—	—	—	—
25	2.0	2.4	2.0	—	—	—	—	2.0	7.0	0	0	0	0	3.6	2.0	1.0	0	todt	1.0	0	0	todt	—	—	—	—	—	—
30	1.4	1.9	2.0	—	—	—	todt	—	2.8	2.0	0	0	0	2.9	2.7	1.0	0	*	0	0	todt	—	—	—	—	—	—	—
40	1.75	2.3	2.0	—	—	todt	—	—	1.6	2.6	1.0	0	*	2.7	3.2	1.5	0	*	todt	—	—	—	—	—	—	—	—	—
50	2.0	1.5	1.5	2.0	todt	—	—	—	3.5	4.0	1.5	0	*	0	0	todt	—	—	0	0	todt	—	—	todt	—	—	—	—
80	1.0	todt	—	—	—	—	—	—	todt	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Control	8.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

† Wuchs nicht in normaler Luft, sondern starb in 72 Std. * Verfault.

bei Sinapsis und zwischen 8 und 15 $^0/_0$ bei Trifolium hatte nur sehr geringen Einfluss auf das Wachsthum.

Von 15—25 $^0/_0$ CO_2 nahm bei beiden Pflanzen die Hemmung allmälich zu, bis bei 25 $^0/_0$ fast vollständige Sistirung eintrat. Von hier an war stets ein anfänglicher Zuwachs von 1—2 mm zu constatiren, offenbar als Nachwirkungserscheinung des normalen Zustandes.

Das Verhalten nach dem Aufenthalt in Kohlensäure hängt von dem Kohlensäuregehalt des Gasgemisches ab. Nach einem 24stündigen Aufenthalt in 10 und 15 $^0/_0$ CO_2 wurde im Allgemeinen ein normales Wachsthum nach 24 Stunden erreicht. Nach 24—48stündiger Einwirkung von 20 $^0/_0$ CO_2 kehrte das normale Wachsthum in 48 resp. 72 Stunden zurück, während nach 72—96stündigem Verweilen in 20 $^0/_0$ CO_2 die Pflanze nicht zum normalen Wachsthum zurückkehrte. Da von 25 $^0/_0$ an aufwärts die Wurzeln getödtet werden, konnte normales Wachsthum natürlich erst nach Bildung neuer Wurzeln beginnen.

Bei Trifolium incarnatum ist die Nachwirkung ziemlich bedeutend. Bei 24—48stündiger Einwirkung von 15—40 $^0/_0$ CO_2 wuchsen die Pflanzen in der normalen Luft nur kümmerlich weiter und starben nach 48 Stunden allmählich ab und zwar desto eher, je höher der vorher angewandte Gehalt an CO_2 war.

Blieben die Pflanzen längere Zeit in 20—25 $^0/_0$ CO_2, so wuchsen sie später nur kümmerlich weiter und waren gewöhnlich nach 96 Stunden todt, während nach ebenso lange andauernder Einwirkung von 30—40 $^0/_0$ CO_2 überhaupt kein Wachsthum wieder eintrat, sondern die Pflanzen bald abstarben. 24stündiges Verweilen in 50 $^0/_0$ CO_2 hat eine den anderen Procenten entsprechende Nachwirkung; 48stündiges Verweilen tödtet die Pflanze nach 72 Stunden.

Aehnlich wie bei den Wurzeln konnte auch hier constatirt werden, dass mit einer Zunahme des CO_2-Gehaltes die Lebenszeit der Pflanzen verkürzt wurde.

So betrug die Zeit bis zum Absterben von Sinapis bei 25 $^0/_0$ CO_2 168 Stunden, bei 30 $^0/_0$ 144 Stunden, bei 40 $^0/_0$ 120 Stunden, bei 80 $^0/_0$ 40 Stunden. Bei Trifolium war die Lebensdauer etwas länger (25 $^0/_0$ CO_2 = 192 h; 30 $^0/_0$ = 168 h; 40 $^0/_0$ = 144 h; 50 $^0/_0$ = 120 h; 80 $^0/_0$ = 48 h).

Allgemein können wir also sagen: Wenn die Pflanzen unter dem Einfluss von mehr als 15 $^0/_0$ CO_2 länger als 24 Stunden gelassen werden, ist die Schädigung so gross, dass sie nicht zu normalem Wachsthum fähig sind, sondern nach längerer oder kürzerer Zeit absterben.

c) Hordeum vulgare.

2—3 cm lange Pflänzchen wurden gemessen, und zwar wurde die Länge des Keimblatts an der Basis bis zur Spitze, oder aber, wenn das erste Laubblatt schon hervorgebrochen war, dessen Länge gemessen.

Der Zuwachs ist in folgender Tabelle 9 (s. umstehend) verzeichnet; er wurde immer nach 24 Stunden beobachtet; nur wenn die Pflanze längere Zeit in CO_2 blieb, ist der Gesammtzuwachs angegeben.

Wie bei Wurzeln und Sprossen liegt der optimale Gehalt der CO_2 für das Wachsthum bei 2 %; auch zwischen 5 und 8 % ist das Wachsthum noch supranormal. Erst bei 10 % CO_2 wird eine geringe Hemmung bemerklich, die langsam anwächst und bei 15 % schon sehr deutlich ausgeprägt ist, ganz analog dem Verhalten der Sinapis- und Trifolium-Keimlinge. Bei Hordeum nimmt jedoch die Hemmung von jetzt an nicht so rasch zu, ist vielmehr sehr allmählich anwachsend, so dass erst bei 50 % CO_2 beinahe vollständige Sistirung des Wachsthums erzielt wird. Ein geringes Wachsthum von 3—5 mm findet jedoch auch hier und noch bis zu 80 % statt.

Die CO_2 wirkt verschieden auf die Keimscheide und das erste Laubblatt. Bei einer normalen Pflanze ist während der ersten 24 Stunden das Wachsthum von Keimscheide und Laubblatt dasselbe; während des zweiten Tages überholt das letztere das erstere und bricht durch die Keimscheide (s. Tabelle).

Dasselbe findet statt, wenn sich die Pflanzen in 10—20 % CO_2 befinden, beide Theile zeigen jedoch eine geringe Abnahme des Wachsthums.

Das Wachsthum der Keimscheide wird erst bei 30 % CO_2 nach 24 Stunden sistirt; der in dieser Zeit erreichte Zuwachs nimmt mit steigendem CO_2-Gehalt ab (12,2 mm bei 30 %, 7,4 mm bei 60 %).

Wachsthumshemmung des Laubblatts tritt zuerst bei 60 % CO_2 innerhalb 24 Stunden ein. Der Zuwachs in dieser Zeit ist für 60—80 % CO_2 ungefähr der gleiche (3,5 mm).

Der Unterschied, der sich in dem Verhalten der beiden Theile bemerklich macht, ist vielleicht darauf zurückzuführen, dass die Keimscheide im Grossen und Ganzen ihre Entwickelung bereits vor Uebertragung der Pflanze in CO_2 beendet hat und kein ganz junges embryonales Gewebe mehr enthält, während bei dem Laubblatt noch ausgedehnte embryonale Gewebe vorhanden sind, die leichter durch CO_2 geschädigt werden. Die Nachwirkung war bei Laubblatt und Keimscheide ebenfalls verschieden gross. Das Laubblatt vermochte nach 24—72stündiger Einwirkung von 10—40 % CO_2 innerhalb

Tabelle 9. —

Temperatur

% CO_2	Wachsthum der Hordeum-Keimlinge während												Nach					
													24				48	
													späteres					
	24		48		72		96		120		144 Std.		24		48	72	24	
	Ks.	Lbl.	Ks.	Lbl.	Ks.	Lbl.	Ks.	Lbl.	Ks.	Lbl.	Ks.	Lbl.	Ks.	Lbl.			Ks.	Lbl.
Control	25.5	25.5	11.4	33.0	—	—	—	—	—	—	—	—	11.4	33.0	—	—	—	—
1	—	40.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	—	48.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	—	44.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	—	43.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	41.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8	—	35.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	24.5	24.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.3	33.0	—	—	—	—
15	22.2	18.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3.0	33.0	—	—	—	—
20	16.5	16.5	20.3	33.5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	33.0	—	—	—	25.0
30	12.2	14.0	12.5	20.2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25.7	—	—	—	25.0
40	10.5	10.0	11.6	11.2	11.2	15.8	11.0	21.0	—	—	—	—	—	24.8	—	—	—	26.4
50	10.4	3.6	7.5	7.5	9.5	5.3	10.0	6.5	—	—	—	—	—	20.2	27.6	—	—	15.7
60	7.4	3.3	7.2	6.0	7.0	4.0	7.5	4.9	7.0	4.3	7.0	*5.0	—	8.0	24.7	—	—	6.5
70	4.3	3.3	7.2	3.0	7.0	3.0	7.0	4.6	6.5	3.0	—	—	1.5	7.1	12.4	25.0	1.8	7.0
80	4.0	1.0	2.7	2.7	—	—	—	—	—	—	—	—	1.1	4.0	15.6	20.0	25.0	—

Ks. = Keimscheide. Lbl. = Laubblatt.

24 Stunden nach Uebertragung in Luft ungefähr normal weiter zu wachsen, während die Keimscheide nach 24stündigem Aufenthalt in 20 % CO_2 kein weiteres Wachsthum in Luft zeigte. Von 40 % CO_2 an braucht das Laubblatt, entsprechend der Zunahme der CO_2 und der Expositionsdauer, immer längere Zeit zur Wiederaufnahme des normalen Wachsthums, bis bei 96stündiger Einwirkung von 60 % CO_2 oder bei 70 % für 72 Stunden das spätere Wachsthum gänzlich ausklingt. Bei 96stündigem Aufenthalt in 60 % und 72stündigem in 70 % CO_2 fand ich, dass die wachsende Zone durch das Gas nicht getödtet worden war. Denn als die Pflanzen wieder in Luft versetzt wurden, wuchs das Laubblatt nach 96—120 Stunden weiter. Dabei brach es nicht durch die Spitze der äusseren Scheide hindurch, sondern nahe der Basis, und ragte in Form einer Schlinge hervor. Dieses liegt vielleicht daran; dass die abgestorbene Keimscheide dem Laubblatt so fest anliegt, dass es sich nicht durch die Spitze schieben kann

Hordeum vulgare.

= 26.5° C.

vorheriger Einwirkung von CO_2 während																	
48		72						96					120 Std.				
Wachsthum in Luft nach																	
48	72	24		48	72	96	120	24	48	72	96	120	24	48	72	96	120 Std.
		Ks.	Lbl.														
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	25.5	—	—	—	—	22.0	31.0	—	—	—	—	—	—	—	—
3.3	—	—	9.0	10.2	19.0	25.0	—	8.9	15.3	20.0	28.0	—	—	—	—	—	—
8.5	23.3	—	3.4	4.0	7.2	15.5	25.0	2.2	2.0	0	0	0	1.2	0	0	todt	—
2.0	23.0	1.0	3.0	2.6	2.0	0	0	0	0	0	todt	—	0	0	todt	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Wuchs nicht weiter, sondern starb in 48 Stunden ab.

und infolge dessen bei seiner Verlängerung unten zur Seite ausbiegen muss.

Der Tod tritt ein bei 120- und 144stündigem Verweilen in 60 % CO_2 in 96 resp. 48 Stunden; 96- und 120stündiger Aufenthalt in 70 % tödtete die Pflanzen in 96 resp. 72 Stunden. Bei 80 % genügte ein 48stündiges Verweilen, um die Pflanzen binnen 24 Stunden zum Absterben zu bringen.

Wenn wir die Resultate der vorhergehenden Experimente zum Schluss kurz zusammenfassen, so können wir Folgendes sagen: Die Sporen von Pilzen (Mucor, Aspergillus, Penicillium) keimen bei hohem Kohlensäuregehalt nicht, werden jedoch auch bei viermonatlicher Einwirkung selbst von reinem CO_2 nicht getödtet, sondern keimen aus, nachdem sie wieder in Luft gebracht werden. Der CO_2-Gehalt, welcher erforderlich ist, um die Keimung zu verhindern, ist verschieden

bei verschiedenen Sporen. Für Mucor ist die Grenze 60 %, für Penicillium und Aspergillus 90 %.

Die Wachsthumshemmung der Hyphen findet bei Mucor bei 30—40 %, bei Aspergillus und Penicillium bei 80 % CO_2 statt.

Die Produktion von Sporen wird bei Mucor durch 20 % CO_2, bei Penicillium durch 50 % verhindert, während bei Aspergillus 40 % zwar die Bildung der Sporen unterdrücken, aber noch die Entwickelung unreifer Sporangien gestatten. Letztere wurden noch in 70 % angelegt. In allen obigen Fällen, wo das Wachsthum der Hyphen durch CO_2 gehemmt ward, wurde Wiederaufnahme des Wachsthums nach Uebertragung in Luft beobachtet. Auch vermochten sich wieder Sporen zu bilden. Bei Mucor war die schädliche Nachwirkung grösser.

Die Beobachtung des Wachsthums der Hyphen von Mucor in der feuchten Kammer lehrt, dass eine vollständige Wachsthumshemmung bei 32 % Kohlensäure nach 20 Minuten eintritt. Wenn das Kohlensäuregemisch durch Luft ersetzt wird, beginnen die Hyphen nach 30 Minuten von neuem zu wachsen.

Ein höherer CO_2 - Gehalt bringt das Wachsthum in 10 Minuten zum Stillstand. In mehr als 32 % CO_2 werden die Fadenspitzen so geschädigt, dass sie nicht weiter wachsen können. In diesem Falle werden dann Seitenzweige gebildet.

Bei den Wurzeln von Vicia sativa und Pisum sativum fand ich, dass eine Hemmung erst bei 5 % CO_2 bemerklich wird und dass bei 25—30 % das Wachsthum sistirt wird.

Eine schädliche Nachwirkung wurde bis zu 120stündiger Einwirkung von 20 % CO_2 nicht bemerkt. Bei 40 % wurde nach 24—48 Stunden ebenfalls noch keine bedeutende Schädigung wahrgenommen. Blieben die Pflanzen jedoch 72—96 Stunden in 20—40 %, so war eine schädliche Nachwirkung vorhanden.

Die Bildung der Seitenwurzeln ist vollständig in 20—25 % CO_2 unterdrückt. Der Keimspross von Pisum sativum kommt von 20 % CO_2 an nicht zur Entwickelung und wird bei 25 % in 96 Stunden getödtet. Die entsprechenden Werthe für Vicia sativa sind 35 und 80 % (40 h).

Die Hypokotyle von Sinapis und Trifolium wurden in ihrem Wachsthum erst deutlich bei 15 % CO_2 gehemmt, bei 25 % CO_2 hörte das Wachsthum gänzlich auf.

Die Nachwirkung war, wenn die Pflanzen eine kürzere Zeit (24 bis 48 Stunden) bei niedrigerem CO_2-Gehalt cultivirt waren, nicht so gross, dass nicht nach 24 Stunden wieder normales Wachsthum eingetreten wäre. Bei den höheren Procenten CO_2 wächst die Pflanze

nachher immer kümmerlicher oder sie stirbt ab. Ein gleich schädlicher Effect wird auch schliesslich herbeigeführt, wenn sich die Pflanze längere Zeit bei niedrigerem CO_2-Gehalt (15—20 %) befindet.

Bei Hordeum ist die Wachsthumshemmung bei der Keimscheide und dem ersten Laubblatt verschieden gross; sie tritt zuerst auf bei 15 % CO_2. Vollständige Sistirung tritt bei der Keimscheide bei 30 %, beim Laubblatt in 50—60 % ein.

Die Nachwirkung beginnt bei Hordeum erst bei länger dauernder Einwirkung (72—96 Stunden) von 50 und mehr Procenten CO_2, während 96stündiges Verweilen in 40 %, sowie 48stündiges Verweilen in 50 bis 80 % noch keine dauernde Schädigung verursacht. 96—144stündigen Aufenthalt vermochten die Pflanzen nicht zu ertragen, sondern starben bald nach ihrer Uebertragung in Luft. Die auffallende Widerstandsfähigkeit der Hordeum-Keimlinge ist vielleicht darauf zurückzuführen, dass die embryonale Zone fest von Blättern umschlossen ist und so geschützt wird.

Die Zeit, innerhalb welcher die Pflanzen in CO_2 abstarben, nimmt mit dem CO_2-Gehalt ab. Bei Wurzeln und Sprossen fand während der ersten 24 Stunden bei allen höheren Procenten von CO_2 noch ein geringes Wachsthum statt. Die Wirkung des Gases ist also keine momentane, sondern es ist eine gewisse Zeit nöthig, bis die Kohlensäure ihre schädliche Wirkung auf das Protoplasma ausüben kann. Vergleichen wir die Wirkung der Kohlensäure auf die verschiedenen untersuchten Pflanzen und Pflanzentheile, so können wir folgende Unterschiede constatiren: Der Spross ist viel empfindlicher als die Wurzel. Die Sprosse können nur kurze Zeit der Wirkung der Kohlensäure widerstehen und sterben nachher über kurz oder lang ab. Die Wurzeln hingegen halten die Einwirkung des Gases viel länger aus und sind schon kurze Zeit nachher wieder wachsthumsfähig. Dieses verschiedene Verhalten erscheint uns ganz erklärlich, wenn wir berücksichtigen, dass die Wurzel in dem kohlensäurereicheren Boden Gelegenheit hat, sich an Kohlensäurewirkung anzupassen, während der Spross immer einer Atmosphäre von demselben CO_2-Gehalt ausgesetzt ist.

Ein noch grösserer Unterschied der Widerstandsfähigkeit gegen CO_2 macht sich zwischen höheren Pflanzen und Pilzen geltend. Die ersteren werden schon bei längerem Aufenthalt in 20—30 % Kohlensäure getödtet, während die Pilze überhaupt nicht gänzlich zum Absterben zu bringen waren. Gleicherweise sehen wir, dass die höheren Pflanzen ihr Wachsthum bereits bei 20—30 % einstellten, während

die Pilze erst bei 40 % (Mucor) bis 80 % (Penicillium und Aspergillus) aufhörten zu wachsen.

Wenn wir schliesslich noch Pilze und Bacterien vergleichen, so sehen wir, dass bei den letzteren es manche Arten gibt, die noch in reiner Kohlensäure entwickelungsfähig sind.[1])

Zum Schluss seien noch einige Bemerkungen über den optimalen CO_2-Gehalt in Bezug auf das Wachsthum hinzugefügt, wobei jedoch zu beachten ist, dass diese Angaben nichts darüber sagen, welcher CO_2-Gehalt optimal für das Durchlaufen des ganzen Entwickelungsganges, also für lange Zeiten ist. Tabellen 5, 6, 7, 8, 9 zeigten uns, dass der maximale Zusatz nicht bei dem normalen CO_2-Gehalt der Luft stattfindet, sondern bei 1—2 %. Wir haben hier also die interessante Thatsache, dass eine bestimmte kleine Quantität eines Stoffes, der in grossen Mengen giftig wirkt, einen förderlichen Einfluss auf die Entwickelung ausübt. Die Kohlensäure wirkt also ganz ähnlich wie gewisse Salze, die nach Raulins[2]) und Richards[3]) das Wachsthum in geringer Menge befördern, in grösseren Mengen jedoch giftig sind. Auch Aether wirkt nach Townsend[4]) ganz ähnlich.

Nach Analogie dieser Thatsachen können wir auch für CO_2 sagen, dass 1—2 % als Stimulans wirken.[5])

Zwischen dem optimalen und dem letalen CO_2-Gehalt ist ein ganz allmählicher Abfall des Wachsthums konstatierbar, wie das deutlich aus der Tabelle 10 zu sehen ist, wo ich von 1—80 % die 24stündige Wirkung der Kohlensäure registrirt habe.

VII. Zusammenfassung der Resultate.

Die Resultate der vorliegenden Arbeit sind im Wesentlichen folgende:

1. Das Optimum des CO_2-Gehaltes für das Wachsthum der untersuchten höheren Pflanzen liegt ungefähr bei 1—2 %.

2. Kohlensäure wirkt in geringer Dosis als Stimulans auf das Wachsthum, in grösserer Dosis als Gift.

3. Das Wachsthum der Wurzel wird zuerst bei 5 % CO_2 gehemmt und bei 25—30 % sistirt. Die entsprechenden Werthe für Stengel

1) S. pag. 3 (Fraenkel).

2) Raulins, Annales des sciences naturelles 1869, Bd. 2 pag. 252.

3) Richards, Jahrb. f. wiss. Bot. 1897, Bd. 30, pag. 665.

4) Townsend, Annals of Botany 1897, Bd. 2 pag. 522.

5) Pfeffer, Jahrb. f. wiss. Bot. 1895, Bd. 28 pag. 238.

sind 15 % CO_2 resp. 20—25 %. Die Keimpflanzen von Hordeum sind widerstandsfähiger gegen CO_2.

4. Eine schädliche Nachwirkung an Wurzeln findet dann nicht statt, wenn sie nur 24—48 Stunden in 25—40 % CO_2 bleiben.

5. Auf den Stengel übt bereits 24—48stündige Einwirkung von 20 % CO_2 eine schädliche Nachwirkung aus.

6. Die zum Abtödten der Pflanze erforderliche Zeit nimmt mit wachsendem CO_2-Gehalt ab.

7. Die Wirkung der Kohlensäure äussert sich nicht momentan, sondern erst nach einer gewissen Zeit.

8. Pilzsporen keimen in reiner Kohlensäure nicht, behalten aber ihre Keimfähigkeit.

9. Der Gehalt CO_2, welcher eben die Keimung der Sporen verhindern kann, ist 60 % (Mucor), 100 % (Aspergillus, Penicillium), das Wachsthum wird gehemmt bei 30—40 % (Mucor) und 80 % (Aspergillus, Penicillium). Reife Sporen können noch bis zu 10 % (Mucor), 50 % (Penicillium) und 40 % (Aspergillus) gebildet werden.

10. Alle Sporen und Mycelfäden, deren Keimung, resp. Wachsthum durch CO_2 unterdrückt war, waren nach Uebertragung in Luft fähig zu keimen, resp. zu wachsen. Auch Sporen wurden nachher gebildet.

Vorstehende Untersuchung wurde in dem Laboratorium des Herrn Prof. Dr. W. Pfeffer ausgeführt. Ich ergreife am Schlusse mit Vergnügen die Gelegenheit, ihm für seine unermüdliche, gütige Unterstützung meinen wärmsten Dank auszusprechen. Ausserdem fühle ich mich Herrn Dr. Miehe zu grossem Dank verpflichtet.

Leipzig, im Mai 1902.

Die Anwendung der Variationsstatistik zur Untersuchung von Plankton-Diatomeen.

Referat von **Dr. Paul Vogler,** St. Gallen.

I.

Bereits 1897 hat Schröter[1]) aufmerksam gemacht auf die ausserordentlich wechselnden Grössenverhältnisse der Fragilaria crotonensis (Edw.) Kitton im Plankton des Zürichsees. Angeregt dadurch führte ich gemeinschaftlich mit ihm eine detaillirte Untersuchung[2]) durch über die Variation dieser Alge in dem Zeitraum von 1896—1901. Als einzig mögliche Methode, zu zuverlässigen Resultaten zu gelangen, ergab sich die Variationsstatistik; denn die blosse Berechnung von Mittelwerthen kann kein richtiges Bild ergeben, indem bisweilen die demselben zugehörenden Individuen nur in sehr geringer Zahl vorkommen oder sogar ganz fehlen können.

Die angewandte Methode ist ausserordentlich einfach. Es stand uns eine beinahe lückenlose Reihe von monatlichen Planktonfängen aus dem Zürichsee für die fünf Jahre 1896—1901 zur Verfügung. Von jedem Monat wurde eine Probe folgendermaassen untersucht: Es wurde jeweils die Bandbreite (Länge der Einzelindividuen) von 100 Fragilaria-Colonien gemessen, ohne Auswahl. Als Maassstab diente ein Ocularmikrometer, bei dem ein Theilstrich 3 μ entspricht. Für jedes Maass erhielt man eine bestimmte Zahl Individuen; die ganze Reihe der Messungen ergab ein deutliches Bild der Grössenvariation. Anschaulicher wird dasselbe, wenn die Variation als Kurve dargestellt wird. Dazu wurden die Bandbreiten auf der Abscissenaxe aufgetragen, in jedem Punkt eine Ordinate errichtet, deren Höhe der zu der betreffenden Bandbreite gehörenden Anzahl von Colonien in constantem Maassstab entspricht. Durch Verbindung der Endpunkte der Ordinaten ergab sich die Variationscurve.

---

1) Schröter, Die Schwebeflora unserer Seen. Neujahrblatt der naturforschenden Gesellschaft Zürich auf das Jahr 1896.

2) Schröter und Vogler, Variationsstatische Untersuchungen über Fragilaria crotonensis im Plankton des Zürichsees. Vierteljahrsschrift der naturforschenden Gesellschaft zu Zürich XLVI, 1901, pag. 185—206.

II.

Die Resultate der Untersuchung waren überraschend:

1. In den fünf Jahren schwankt die Länge der Individuen zwischen 42 und 135 μ; eingipflige Curven wechseln mit zwei- und dreigipfligen. Da mit den Grössenunterschieden auch kleine andere morphologische Differenzen parallel gehen, des fernern sich die verschiedenen Formen gegen eine schmarotzende Chytridiacee verschieden verhalten, kamen wir dazu, im Zürichsee drei Varietäten zu unterscheiden: curta Schroeter 1897; media Schröter u. Vogler (1901) und subprolongata Schröter u. Vogler (1901), während die prolongata Grunow dem Zürichsee zu fehlen scheint, aber die dominirende Varietät des Genfersees bildet. Einzelproben aus einer Reihe anderer Seen ergaben, dass in denselben wenigstens im untersuchten Zeitpunkt die Varietäten getrennt vorkommen.

2. Die Formen von 42—135 μ [1]) kommen vom 26. März 1896 bis zum 9. November 1898 vor, und zwar immer alle, nur in verschiedener Menge; vom Dezember 1898 an fehlen die kleinen Formen unter 72 μ völlig, und es bewegt sich der Formenkreis nur noch zwischen 72 μ und 135 μ. Für das plötzliche Aussterben der Var. curta können wir keine Erklärung geben; möglicherweise hängt es zusammen mit der plötzlich auftretenden, bis heute dauernden Epidemie von Oscillatoria rubescens.

3. In den Jahren 1896—98 findet eine regelmässige Alternanz im Auftreten der kleineren und grösseren Formen statt (Gipfel bei 54—60 μ einerseits, 90—108 μ andererseits: die grösseren Formen dominiren jeweils im August und September, die kleineren in den übrigen Monaten). Dieses Verhalten legte uns zunächst die Vermuthung eines Saisondimorphismus nahe, in dem Sinne, dass die grösseren Formen unter dem Einfluss der höheren Wassertemperatur sich bilden. Dagegen spricht aber sofort die scharfe Scheidung der beiden Gipfel, das plötzliche Auftreten und die Thatsache, dass die andere Varietät nie vollständig verschwindet, sondern vereinzelt immer vorhanden ist. Es könnte sich also höchstens um einen der Saison parallel gehenden Wechsel zweier getrennten Varietäten handeln, von denen die eine bei hoher Wassertemperatur das Optimum ihrer Vermehrung findet, die andere bei niedrigerer. Unerklärt bleibt dabei aber, dass die Var. subprolongata nach Aussterben der curta

---

1) In der Originalarbeit ist (pag. 192, 1. Zeile) infolge eines Versehens statt 42—135 μ 42—72 μ stehen geblieben.

von Dezember 1898 an das ganze Jahr in grosser Masse vorkommt. Oder dürfen wir einen kühnen Sprung machen und den „Kampf ums Dasein“ als Erklärungsgrund herbeiziehen? Durch die starke Vermehrung der Var. curta bei niedriger Wassertemperatur wurde die subprolongata zurückgedrängt, als die curta aber verschwunden war, konnte sie sich ohne Concurrenz das ganze Jahr vermehren?

4. Bei den von Dezember 1898 an allein vorhandenen grösseren Formen findet ein allmähliches Herabsinken des Curvengipfels von 117μ auf 90μ statt; d. h. also die Hauptmasse der Invividuen wird immer kleiner. Wir begnügten uns seinerzeit damit, diese Thatsache zu constatiren und als mögliche Erklärung Folgendes anzuführen: Nehmen wir eine durch Auxosporenbildung entstandene maximale Grösse der Hauptmasse der Individuen als gegeben an, so müssen, falls in der Folgezeit rein vegetative Vermehrung durch Zweitheilung ohne nachträgliches Grössenwachsthum stattfindet, die Diatomeen immer kürzer werden. Die Verschiebung des Curvengipfels gäbe ein Maass dieser Grössenabnahme. Auxosporen haben wir nie beobachtet.

III.

Die interessanten Resultate unserer Untersuchung veranlassten Herrn Prof. Schröter, seinen Schüler Henri Lozeron, der in seinem Institut über verticale Vertheilung des Planktons im Zürichsee arbeitete, anzuregen, in ähnlicher Weise für die gleiche Zeit die Asterionella gracillima (Hautzsch) Heiberg und die Tabellaria fenestra Kzg. zu untersuchen. Diese Arbeit [1]) liegt nunmehr ebenfalls gedruckt vor. Für Asterionella gracillima findet Lozeron ebenfalls mehrgipflige Curven, die zwei Varietäten: biformis und maxima, entsprechen; doch findet zwischen diesen kein der Saison entsprechender Wechsel statt. Die Tabellaria fenestrata ergibt zu allen Zeiten nur eingipflige Curven.

Interessant ist ferner, dass mit dem Frühjahr 1899 ebenfalls eine Form von Asterionella gracillium (in diesem Fall aber die grössere) verschwindet. Das zeitliche Zusammentreffen dieses Rückganges mit dem Verschwinden der Fragilaria crotonensis var. curta weist doch entschieden darauf hin, dass eine gemeinsame

---

1) Lozeron, La répartition verticale du Plancton dans le lac de Zurich de décembre 1900 à décembre 1901. Vierteljahrsschrift d. naturf. Ges. Zürich XLVII, 1902. 84 p.p. mit 5 Tafeln. Auch als Dissertation, Zürich 1902.

äussere Ursache vorhanden sein musste. Ob dieselbe in der Oscillatoria zu suchen ist, bleibt freilich unentschieden.

Am wichtigsten erscheint mir, dass Lozeron sowohl für Asterionella als für Tabellaria ebenfalls die Verschiebung der Gipfel von rechts nach links, also ein Kleinerwerden der Individuen, constatirte. Bei Asterionella verschiebt sich der eine Gipfel von 66 μ 1896 auf 59 μ Ende 1901, also um 8 μ in sechs Jahren; der 1899 neu auftretende Gipfel bei 49,5 μ ist Ende 1901 bei 46,2 μ angelangt, also um 3,3 μ verschoben in drei Jahren. Die beiden Gipfel wandern demnach nahezu parallel mit einer Verschiebung von etwas mehr als 1 μ per Jahr. — Das Resultat ist ganz ähnlich für den einzigen vorkommenden Gipfel von Tabellaria. 1897 lag derselbe bei 53 μ, 1901 bei 46 μ, Verschiebung in fünf Jahren also 7 μ.

Durch diese neuen Untersuchungen dürfte die Erklärung, die wir früher nur als Vermuthung gaben, an Sicherheit bedeutend gewonnen haben. Bei den Planktondiatomaceen scheint also nur von Zeit zu Zeit, in grossen Intervallen, Auxosporenbildung stattzufinden. Darauf folgt jeweilen eine lange Periode rein vegetativer Vermehrung unter allmählicher Grössenabnahme der Individuen. Die Bedingungen, unter denen Auxosporenbildung stattfindet, festzustellen, muss der Zukunft überlassen bleiben.

IV.

Im Vorstehenden habe ich nur die Hauptresultate der bis jetzt vorliegenden variationsstatischen Untersuchungen an Planktondiatomaceen kurz resumirt. Ich glaube aber doch, damit die Leistungsfähigkeit und Unersetzbarkeit dieser Methode für derartige Untersuchungen klargelegt zu haben. Vielleicht wird der eine oder andere Fachkollege, dem Planktonserien aus anderen Seen zur Verfügung stehen, veranlasst, ähnliche Untersuchungen durchzuführen.

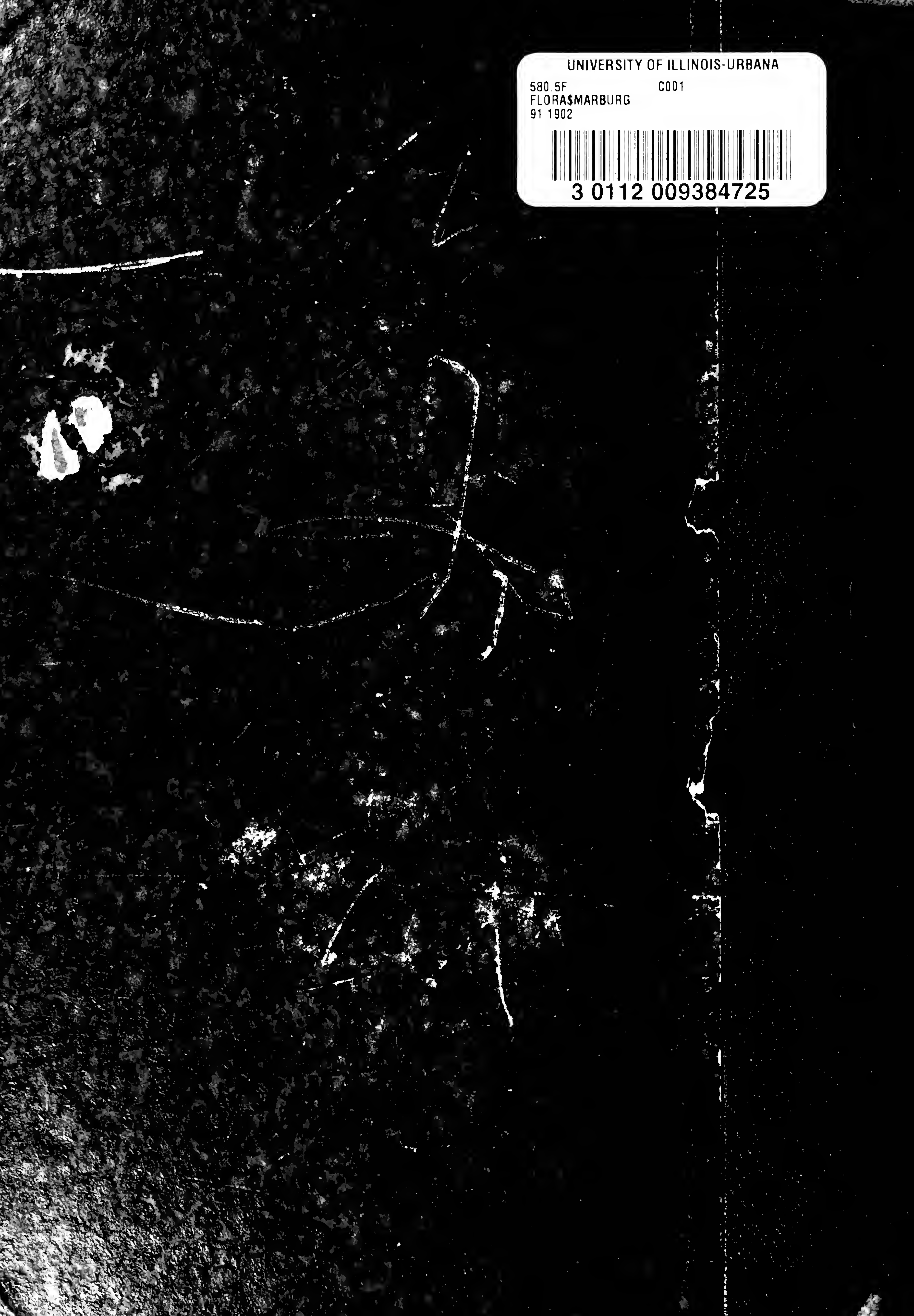
Litteratur.

Dir. Prof. Dr. Thomé's Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. V. Band. Kryptogamenflora (Moose, Algen, Flechten, Pilze). Herausgegeben von Prof. Dr. W. Migula. Gera, Verlag von Friedr. von Zezschwitz. Lieferung 1—4. Preis: 1 Mk. (für jede Lieferung).

Die Aufgabe, die allgemein bekannte und beliebte „Thomé'sche Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz" durch die „Kryptogamen" zu ergänzen, hat Prof. Dr. W. Migula in anerkennenswerter Weise übernommen und, soweit es nach den bis jetzt erschienenen vier Lieferungen „Musci" beurtheilt werden kann, auch mit Glück aufgefasst. Bei dem Zweck des Werkes, das nicht rein wissenschaftlich unter vollständigster Benützung allen Materials eine Darstellung der bis jetzt in der Kryptogamenforschung gewonnenen Resultate bringen, sondern lediglich in gedrängter, übersichtlicher Form auch dem Anfänger und Laien ein Mittel an die Hand geben will, sich selbst in die Kenntniss der Kryptogamen einzuführen, muss die Behandlung des Stoffes als entschieden gelungen bezeichnet werden. Bis jetzt ist ein Theil der „Laubmoose" erschienen; als wichtigste Familien seien genannt die Sphagnaceen, Andreaeaceen, Phascaceen, Dicranaceen, und Pottiaceen. Wenngleich sich eine starke Anlehnung an die Rabenhorst'sche Kryptogamenflora mit der Limpricht'schen Bearbeitung der Laubmoose nicht verkennen lässt und infolge dessen manche Punkte entsprechend der früheren Bearbeitung, namentlich der ersten Familien, mit den neuesten Ergebnissen biologischer Forschung nicht mehr übereinstimmen (z. B. ist die unter anderen auch von Goebel bei Nanomitrium nachgewiesene Anwesenheit eines Kapseldeckels vollständig ignorirt), und auch eine kritische Sichtung der seither in der Litteratur erschienenen, für das Gebiet wichtigen Nachträge vermisst wird, so sind doch namentlich die einleitenden Theile, das über Vorkommen und Verbreitung einzelner Moose sowie ganzer, physiognomischer Gruppen Gesagte, werthvoll genug, um von jedem Kryptogamenfreund gelesen zu werden. Die dichotomischen Schlüssel zu grösseren Gattungen nehmen meiner Ansicht nach zu wenig auf die vegetativen Theile Rücksicht, was bei der grossen Anzahl häufig nur steril vorkommender Arten wünschenswerth und nicht zu schwer zu erreichen wäre. Sehr gut gefällt Referent dagegen die Tabelle zur Bestimmung der akrokarpen Familien, die gegenüber dem rein wissenschaftlich gehaltenen Limpricht'schen Conspectus grosse Vortheile für den Anfänger bietet. Erwähnt sei noch die vorzügliche Ausstattung mit zahlreichen instructiven Lithographien (Abbildungen einzelner Theile der Moospflanze), während die Chromotafeln mit den Habitusbildern in natürlicher Grösse entschieden die schwächste Seite des Unternehmens bilden. Alles in allem ist jedoch bei dem billigen Subscriptionspreis (pro Lieferung 1 Mk.) den Thomé-schen Kryptogamen eine recht weite Verbreitung zu wünschen. Th. Herzog.







UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
580.5F
C001
FLORA$MARBURG
91 1902
3 0112 009384725